АКАДЕМИЯ НАУК СССР

EXD.
MAP INSTITUTE LIBRARY
14 MAR 1945
Ем. 447

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXIII ВЫП. FASC. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1944

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

РЕДАКЦИЯ

Акад. С. А. ЗЕРНОВ (отв. редактор), акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (зам. отв. редактора), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. отв. редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (отв. секретарь), В. В. АЛПАТОВ, чл.-корр. Л. С. БЕРГ, чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, А. Н. ФОРМОЗОВ

REDACTION

S. A. SERNOV (RÉDACTEUR EN CHEF), E. N. PAVLOVSKY, B. S. MATVEIEV, L. B. LEVINSON, V. V. ALPATOV, L. S. BERG, V. A. DOGEL, G. V. NIKOLSKY, S. I. OGNEV, A. N. FORMOSOV

ВЫПУСК 5 ТОМ XXIII 1944

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала, тел. К-1-57-21.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ОКРАСКЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

I. О возникновении географических вариаций окраски

Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ и В. Ф. ЛАРИОНОВ

Институт зоологии Московского ордена Ленина гос. университета им. Ломоносова

Еще Паллас в конце XVIII в. обратил внимание на то обстоятельство, что в различных широтах, в различных климатических условиях окраска животных одного вида не одинакова; в сходных же условиях окраска различных видов проявляет некоторые общие особенности. В текущем столетии, в результате детального изучения внутривидовой изменчивости и экологии животных, фактическая картина географических вариаций окраски стала более ясной.

В общей форме можно притти к следующему заключению: имеется определенная корреляция между географическим распространением животных, внешними (климатическими) условиями среды и их окраской. Так, общеизвестны светлая окраска арктических животных, светлая и темная окраска животных холодного климата, бледная, «нейтральная» окраска животных пустынь, яркая, насыщенная окраска животных во влажном климате и т. п. Эти «зональные» изменения окраски выражаются в общем или рациональном «посветлении» или «потемнении» покровов, со всеми переходами от охристо-желтоватой к рыжей, рыжебурой, бурой, черно-бурой и до черной. Меняются и общий «фон» окраски (более или менее интенсивный), и рисунок. Испещренные или густо окрашенные места занимают большее или меньшее пространство и т. д.

Указанные тут явления носят широко распространенный характер, хотя, конечно, из таких закономерных изменений окраски установлены и исключения. Но, принимая во внимание, что нельзя ожидать, чтобы реактивность всех видов животных была одинаковой, что даже при наличии сходных внешних условий различия в нормах реакции и порогах раздражений у разных видов должны находить свое выражение; что современные экологические связи животных, живущих в одном ландшафте, весьма многообразны (взять хотя бы формы оседлые и перелетные, стено- и эвритермные и т. д.); что исторические связи отдельных видов с местами их современного распространения весьма различны (хотя бы в смысле давности обитания их в данных климатических условиях),— такие исключения, к тому же относительно немногочисленные, не вызывают сомнений в реальном существовании закономерных географических вариаций окраски.

Естественно ожидать, что в качестве проявления внутривидовой изменчивости географические вариации окраски выражены с наибольшей определенностью у различных популяций тех видов, которые распространены широко и в достаточно различных внешних условиях. Таким образом, в составе таких видов имеются обычно арктические, горные, островные и другие подвиды и т. д.

Printed in Soviet Union

В общей форме интересующее нас явление называется обычно географическим изоморфизмом. Поскольку, однако, все эти вариации окраски тесно связаны с определенными экологическими условиями, лучше было бы называть их экологическим изоморфизмом.

Эта обширная группа явлений представляет собой определенный этап видообразования. Как известно, многие географические расы (подвиды) были установлены по таким цветовым признакам, причем — в свете последних экспериментальных работ (Семнер и др.) и по ряду других соображений — реальность существования таких форм в природе сомнений не вызывает.

Следует напомнить общеизвестный факт, что явления экологического изоморфизма, конечно, не ограничиваются только географическими вариациями окраски, а носят значительно более широкий характер. Имеются различия в размерах тела и пропорциях его частей. В частности, как это установлено около 100 лет тому назад Бергманом, в холодном климате животные с постоянной температурой тела крупнее, чем представители того же вида в других географических зонах и климатических условиях. Имеются различия в относительных размерах сердца (так называемое правило Гессе). Наблюдается разница в строении покровов, в частности — в их теплоизолирующих свойствах (число перьев, развитие пуховой части и побочного ствола; развитие пуха и длина волоса и т. д.). Этими примерами можно ограничиться. Приспособительное значение таких географических вариаций можно считать доказанным. Очевидно, что большие размеры тела, относительно большое сердце и связанное с этим энергичное течение процесса кровообращения, высокое качество теплоизолирующих покровов имеют положительное значение для жизнедеятельности организма в холодных широтах или в высокогорье и т. п. Эти географические вариации характеризуют определенные конституциональные типы (жизненные формы) животных организмов. В них проявляется действие отбора, приводящего к общему повышению потенциала жизнедеятельности организма.

Географические вариации окраски идут обычно параллельно и, судя по всему, коррелятивно с указанными здесь морфофизиологическими особенностями. Но эволюционное, адаптивное объяснение географических вариаций окраски встречало до сих пор трудно преодолимые препятствия и в общей форме найдено не было.

Попытки объяснить некоторое посветление или потемнение окраски (а в этом обычно проявляются ее географические вариации) какими-либо преимуществами в возможностях терморегуляций для их носителя неудачны (можно заметить, что у ряда видов возрастные и половые различия в интенсивности окраски больше, чем географические) и не встречают признания. Нельзя также считать вероятным — в общей форме — криптическое, покровительственное значение географических вариаций окраски. Вопрос этот имеет большую историю, и здесь на нем останавливаться в деталях невозможно. Напомним, что гомохроматическая, ландшафтная окраска встречается и у тех форм, которые ведут ночной образ жизни, и у подземных. Вместе с тем враги этих животных — для примера можно взять хотя бы многие виды пустынных грызунов и млекопитающих миофагов — ориентируются в основном обонянием, а не зрением. Это, конечно, не исключает того, что в целом ряде случаев географические вариации окраски имеют реальное криптическое значение, но все же явления географической вариации окраски и явления покровительственной окраски — не одно и то же. Остается фактом, что первые, как мы говорили, оставались до сих пор без общепринятого и правдоподобного эволюционного объяснения.

Вместе с тем надо иметь в виду следующее обстоятельство. Проявления экологического изоморфизма не ограничиваются одной морфоло-

гией. Не менее существенны (а скорее более важны) экологические различия между географически варьирующими популяциями. Они охватывают ряд проявлений жизнедеятельности: распространение (по ареалам и биотопам), сезонное размещение (оседлость и перелетность у птиц, наличие или отсутствие спячки у млекопитающих и т. д.), календарь основных периодических явлений (сроки размножения, миграции и т. д.), особенности суточного цикла активности, специфические особенности размножения (плодовитость, смертность приплода, вытекающие отсюда колебания численности), характер трофических связей и др. Для интересующего нас вопроса в частности существенно, что различия в сроках наступления размножения и линьки связаны с различиями во внешних условиях, при которых у разных популяций проходит процесс образования и смены покровов и, следовательно, их окраски.

Таким путем устанавливается существенная связь между географической изменчивостью (экологическим изоморфизмом) окраски и имеющими весьма большое значение в жизни организма особенностями экологии, географическими изменениями жизненных отправлений.

Надо думать, что неудачи в интерпретации явления экологического изоморфизма вариаций окраски в значительной мере обусловлены были тем, что вопрос об их эволюционном возникновении рассматривался изолированно от проблемы механизма их развития в онтогенезе.

Мы попытались — на основе сопоставления результатов, добытых экспериментальными и описательными биологическими дисциплинами,— предложить гипотезу, объясняющую интересующее нас явление.

Остановимся прежде всего на полученных, главным образом в последние годы, данных о химической природе пигментов и физиологической основе их развития. Географические вариации окраски в основном обусловлены различиями в отложении одной группы пигментов, а именно меланина. Здесь уместно напомнить о том, какие комбинации отложения меланина определяют наиболее распространенные и наиболее варьирующие в оттенках цвета. У птиц это с исчерпывающей полнотой изучено Франком (1939). Охристый цвет есть результат наличия тонкого отложения желтоватого меланина; ржавчато-желтый и ржавчато-рыжий — равномерное отложение ржавчато-желтого или ржавчато-рыжего меланина; рыже-бурый — наличие равномерно и густо отложенного рыже-бурого меланина; бурый — густое отложение бурого меланина; черный — наиболее густое отложение бурого или черно-бурого меланина. Надо еще добавить, что и в тех случаях, когда различные оттенки географических вариаций окраски кажутся на первый взгляд обусловленными различиями в отложении других категорий пигментов, в частности каротиноидов (липохромов), они также в значительной мере могут быть объяснены различием в отложении меланина. В таких случаях меланин образует «фон» окраски (это относится, например, к синему цвету, зависящему от структуры пера и наличия темного меланина; точно так же и к оливково-зеленому, представляющему собой комбинацию желтого каротиноида и бурого меланина, и. т. д.).

Еще более существенно следующее обстоятельство. В результате последних исследований природы меланина, процессов его отложения и распределения в пере птиц и волосе млекопитающих (Франк, Блох, Кун, Грейте, Кретциг, Реперт и др.), можно считать установленным чрезвычайно важный факт, что все разнообразие меланиновых окрасок в конечном итоге сводится к различной степени окисления единого пропигмента. Оттенок окраски определяется, таким образом, интенсивностью окислительного процесса (и быть может его продолжительностью), а образование рисунка — неравномерностью хода этого процесса во времени. Надо еще напомнить, что различные степени окисления пропиг-

мента, как это достаточно точно установлено экспериментальными работами (Завадовский, Гексли и Крью и др.), находятся в соответствии с уровнем деятельности щитовидной железы; в эксперименте повышенная тиреоидизация организма птиц вызывала потемнение пигментации, а высшая стадия гипертиреоидоза — побеление покровов, выпадение меланина, депигментацию.

В конечном итоге, географические вариации окраски находятся в соответствии с определенными климатическими условиями, с одной стороны, и степенью окисления пропигмента, с другой, и носят характер количественных, а не качественных особенностей.

Окисление пропигмента отражает определенные особенности окислительных процессов в организме в широком понимании этого термина. Ход окислительных процессов, уровень окислительного обмена несомненно имеют в жизнедеятельности организма крайне важное значение. Вполне законным представляется предположение, что географические вариации окраски, будучи обусловлены определенными степенями окисления пропигмента, отражают тем самым определенные конституциональные особенности данного организма.

В пользу того, что вопрос идет именно о конституциональных изменениях организма, говорит ряд соображений. Прежде всего об этом говорят данные многочисленных экспериментов, показывающие, что географические особенности окраски не меняются в течение ряда поколений при перенесении данного животного в иные климатические условия (Семнер и др.). Затем — отсутствие строгого совпадения во времени наступления характерных и критических «метеорологических» условий для данной зоны (например, зимы в арктике, засушливого периода в пустыне и т. п.) и времени возникновения в онтогенезе характерных, ландшафтных особенностей окраски. Далее — характерные особенности возрастного и полового диморфизма в сопоставлении с характером географических вариаций окраски (самцы птиц окрашены несколько ярче самок и у мономорфных форм, не говоря уже о случаях полового диморфизма; молодые окрашены тусклее, менее насыщенно, чем взрослые; как известно, обмен у самцов происходит несколько интенсивней, чем у самок, а у взрослых — чем у птенцов). Наконец, как мы уже упоминали, географические вариации окраски идут параллельно, и, по всем вероятиям, коррелятивно связаны с другими особенностями животных, носящими конституциональный характер.

Какому органу надо приписывать роль регулятора интересующих нас особенностей пигментообразования? Надо полагать, что такой орган должен удовлетворять трем условиям: иметь отношение к процессам окислительного обмена в организме; иметь отношение к процессам образования и смены покровов; функционирование его должно находиться в зависимости от периодической смены тех общих условий, которые определяют явления экологического изоморфизма; кроме того данный орган должен быть рецептором этих факторов. Всем этим условиям удовлетворяет щитовидная железа. Разумеется, все особенности пигментообразования нельзя свести только к деятельности этого органа, поскольку он сам контролируется другими органами и, в частности, гипофизом. Но считать реальным специфическое влияние щитовидной железы на возникновение географических вариаций окраски вполне законно. С этой точки зрения географические вариации окраски, представляя собой отражение известного уровня окисления пропигмента, соответственно выражают и определенные степени «тиреоидоза» организма.

Какие внешние факторы могут оказывать влияние на возникновение проявлений экологического изоморфизма окраски? Здесь надо повидимому различать две группы явлений: с одной стороны, общие факторы

нормальной жизнедеятельности, общий жизненный потенциал животного; с другой — специфические факторы, определяющие особенности морфогенетического процесса образования покровов.

Среди первых надо, конечно, учитывать температурный, термический, фактор. Ведь температура среды определяет собой расход энергии, теплоотдачу, ряд связанных с этим физиологических процессов. Многие проявления экологического изоморфизма связаны с терморегуляцией и отражают общие приспособления организма к температурным условиям. Наличие параллелизма этих проявлений и географических вариаций окраски не случайное явление. Общий потенциал жизнедеятельности, общий уровень окислительных процессов в организме должны, конечно, отражать адаптивные особенности, связанные с температурными условиями. Но между ними и географическими вариациями окраски существуют, повидимому, лишь общие зависимости и соответствия. Нет пока положительных данных, позволяющих приписывать температуре специфическую роль в географических особенностях пигментообразования, в частности хотя бы потому, что изменение температурных условий не совпадает во времени с возникновением в морфогенезе географических вариаций окраски (например, линька арктических животных в белый зимний наряд проходит тогда, когда на их родине низких температур нет, и т. д.).

Экспериментальные работы последнего времени позволяют предполагать, что специфическую роль в морфогенезе окраски следует приписывать другой стороне деятельности того же мощного фактора, который в основном определяет температурные условия,— солнца. Мы имеем в виду радиационные, световые условия. Как известно, теперь достаточно выявлено (Роуэн, Биссонетт, Бенуа и др.) влияние света на периодическое развитие половых желез и на процессы образования покровов (линьки — Миязаки, Ларионов и др.). Отсюда следует, что у животных, обитающих в той или иной широте, календарь размножения определяется в основном особенностями светового режима (это не только не исключает, но предполагает вместе с тем наличие внутренних конституциональных особенностей животных, определяющих различную степень чувствительности их к световому воздействию). Поскольку же в определенной корреляции с размножением находятся и другие периодические явления, как связанные с морфогенетическими процессами (смена покровов), так и не связанные,— следует думать, что особенности светового режима в значительной мере определяют различия в общем ходе календаря периодических явлений. Значение открытия специфической роли света в морфогенезе периодических явлений тем более велико, что выяснен и механизм действия этого фактора. Как известно, оказалось, что свет, проникая через глаз к центральной нервной системе, через ее посредство оказывает влияние на эндокринную систему, прежде всего на гипофиз. Последний, занимая в эндокринной системе доминирующее положение, контролирует деятельность ряда других желез, прежде всего половых и щитовидной. В результате этого вызванная светом активность гипофиза сопровождается комплексом изменений во всей эндокринной системе и отражается в силу этого как на метаболических, так и на морфогенетических процессах.

Многообразие в проявлениях последних связано с дифференциальной чувствительностью гипофиза к действию света. Длинный световой день (для многих птиц, например, свыше 14 часов в сутки) вызывает гонадотропную деятельность гипофиза, результатом чего бывает развитие (сезонное) половой системы; короткий световой день (менее 10 часов и т. д.) определяет тиреотропную деятельность гипофиза, в связи с чем возбуждается функция щитовидной железы и, следовательно, линька. Падение длины дня ниже определенного уровня стимулирует,

следовательно, смену и образование покровов и, как элемент этого процесса, пигментацию. Последнее обстоятельство весьма существенно для интересующего нас вопроса о механизме географической изменчивости окраски. Для этого надо принять во внимание следующее. В северных широтах изменение длины дня протекает, как известно, очень быстро. Во второй половине лета, т. е. в период линьки, светлая часть суток быстро убывает и скоро достигает величин, при которых выявляется тиреотропная активность эндокринной системы. В южных широтах при сглаженной сезонной кривой светового дня тот же процесс происходит более постепенно. Отражением этого служит тот факт, что по крайней мере в ряде случаев процессы линьки и размножения у животных северных широт протекают более «сжато» и энергично, чем в умеренных и южных широтах. Поскольку щитовидная железа представляет собой основной регулятор линьки и в то же время регулирует и окислительные процессы, имеет место повидимому следующее. В период активности щитовидной железы при быстром течении линьки процесс окисления пропигмента достигает быстрее высшей стадии, вследствие чего окраска сформировавшегося придатка покровов — пера или волоса — оказывается либо более темной либо частично или полностью депигментированной. Медленное течение окислительных процессов дает иную картину. Кроме фактора времени, надо полагать, основное значение тут имеет интенсивность окислительных процессов при пигментообразовании. Выяснить удельный вес этих факторов — задача будущих исследований.

С нашей точки зрения механизм проявления географических вариаций окраски заключается не в непосредственном влиянии климатических факторов на пигментообразование, как это предполагали некоторые (например Герниц или Федюшин), но в сложном воздействии их на эндокринную систему и на метаболизм, воздействии, приводящем в конечном итоге к комплексу приспособительных изменений, затрагивающих организм в целом. В результате отбираются те жизненные формы, которые по своему жизненному потенциалу наиболее соответствуют условиям существования в данной среде. Географические вариации окраски с эволюционной и морфологической точек зрения представляют собою коррелят этих глубоких общих изменений организма, соответствующих вариациям климатических условий (следовательно приспособительных). С морфогенетической точки зрения весьма важно, что из числа последних специфическая роль принадлежит свету, который повидимому и приводит в действие внутренний механизм процесса формообразования. С этих позиций многообразие зависящих в той или иной мере от внешних факторов процессов (линька, пигментообразование, половой цикл), которое имеет место и при одинаковых внешних условиях, можно объяснить различной чувствительностью рецепторов этих влияний (прежде всего гипофиза). Раннее или позднее начало полового цикла, линька, интенсивность пигментообразования определяются, наряду с действием внешних факторов, и уровнем чувствительности к ним эндокринной системы. Это ее свойство создает дополнительные возможности для проявления многообразия в природе, константности или лабильности отдельных видов в отношении то морфологических, то экологических особенностей. Таким образом, согласно нашей гипотезе, явления географических вариаций окраски, входящие в категорию экологического изоморфизма, имеют определенное биологическое значение и находятся в определенной связи с другими свойствами этого изоморфизма, приспособительный характер которых не вызывает сомнений. Географические вариации окраски в нашем понимании есть внешнее отражение определенных приспособительных особенностей обмена, определенного общего уровня жизнедеятельности организма в тех или

иных климатических условиях, определенного уровня хода окислительных процессов.

Географические вариации окраски теплокровных позвоночных, связанные с разнообразием отложения меланина и проявляющиеся в определенных климатических условиях, сами по себе не имеют приспособительного значения. Но, не будучи сами по себе адаптивны, вариации окраски представляют собой закономерное внешнее отражение определенного приспособительного процесса.

Наше объяснение хорошо согласуется с универсальностью экологического изоморфизма вариаций окраски, проявляющегося в самых разнообразных группах животного мира. Действительно, климатические условия в широком смысле предъявляют, конечно, сходные требования к организму, независимо от его положения в системе.

С другой стороны, характерно, что экологический изоморфизм окраски в своих проявлениях носит «широтный», «зональный» характер. Последнее обстоятельство подкрепляет наши соображения о специфической роли света в морфогенезе этих географических вариаций окраски, поскольку деятельность света, световые условия представляются тем внешним фактором, действие которого в свою очередь с наибольшей определенностью изменяется в зависимости от географического положения местности.

Универсальность явления показывает, что географические вариации окраски отражают в себе весьма существенные адаптивные особенности организма. Можно с достаточной долей вероятия полагать, что в процессе эволюции появление этих конституциональных особенностей обмена связано с температурным фактором. Действительно, температура среды предъявляет к организму требования, которые могут удовлетворяться не только за счет временных, происходящих ad hoc процессов (хотя бы учащение дыхания, ускорение кровообращения или усиленное питание кровью соответствующих частей тела), но и за счет конституциональных изменений, обеспечивающих общий высокий жизненный потенциал, и т. д. В конечном итоге эти изменения находят свое отражение и в интересующих нас цветовых вариациях.

Экологический изоморфизм окраски дает, таким образом, материал для действия отбора, широкий фон, на котором действует уже механизм, создающий — в необходимых случаях — криптическую, эпигамическую, апосематическую и другие виды окраски, имеющие сами по себе функционально-биологическое значение.

Схематически можно себе представить возникновение и биологическое значение географических вариаций окраски таким образом. Внешние, климатические, экзогенные факторы предъявляют определенные требования к организму, в результате чего отбором создается конституциональный, наиболее приспособленный к ним тип организации животных. В условиях высокогорья или Арктики этот тип, например, характеризуется интенсивностью метаболизма и других жизненных процессов, в условиях пустыни — противоположными свойствами. Географически вариации окраски возникают как результат особенностей окислительного процесса уже под влиянием эндогенных факторов. Они не носят поэтому сами по себе адаптивного характера. Но на фоне этого неадаптивного проявления эндогенных факторов создается возможность отбора — под влиянием экзогенных причин — разного рода приспособительных (криптического и т. п.) типов окраски.

Настоящая работа представляет собой попытку привлечения данных экспериментальной биологии к решению вопроса, до настоящего времени не находившего ответа, несмотря на то, что внимание зоологов

было направлено на него в течение более столетия. Непосредственным объектом исследования были гомойотермные животные. Это ограничение определяется следующими соображениями. Есть все основания утверждать, что, несмотря на то, что географические изменения окраски известны, пожалуй, почти для всех классов животного мира, они носят в разных группах специфический характер; тем самым закономерности, устанавливаемые, например, для животных с наличием эндокринной системы, с автономной по отношению к среде терморегуляцией и т. д., никак не могут быть перенесены механическим образом на животных с иной организацией. Наша гипотеза приложима, таким образом, к птицам и млекопитающим.

ÉTUDES SUR LA COLORATION DES ANIMAUX.
I. De l'origine évolutive et morphogénetique. Les variations géographiques de coloration chez les mammifères et les oiseaux

G. DEMENTIEV et W. LARIONOV

Institut Zoologique, Université de Moscou

Sommaire

Les variations géographiques de coloration sont très fréquentes chez les animaux. Comme on connait, elles ont un caractère régulier et expriment la tendence générale, connue sous la dénomination d'isomorphisme géographique (d'ailleurs, à notre avis, ce terme devrait être remplacé par celui d'isomorphisme écologique).

Il est vrai que les espèces largement répandues et habitant dans les conditions climatiques bien différentes, présentent dans les mêmes zones géographiques des caractères analogues de coloration (par exemple la coloration blanche ou blanchâtre des animaux de la zone arctique et subarctique; la coloration pâle des animaux désertiques; la coloration intense des animaux vivants dans les régions humides etc.). Le fait lui-même est indubitable, mais son interprétation sous le point de vue d'évolution adaptive restait jusqu'à présent incertaine. Le rôle protectif de telles variations géographiques ne peut être dûment constaté que dans quelques cas particuliers.

Quelques faits sont à noter. Premièrement, les variations géographiques de coloration sont parallèles aux autres variations (dimensions du corps, dimensions relatives du cœur etc.) qui sont evidemment adaptives. Deuxièmement, ces variations affectent les couleurs qui sont produites par la déposition plus ou moins intense du pigment mélanine. La nature de ce dernier est à prèsent suffisamment connue, surtout chez les oiseaux et les mammifères. Il est fermement établi que toutes les différences de coloration dues au mélanine ne reflètent que des dégrès plus ou moins hauts d'oxydation de la même matière première (mélanogène). Les différences géographiques de coloration des populations diverses d'une espèce n'ont ainsi qu'un caractère quantitatif et non qualificatif.

Il est enfin important qu'il existe souvent des differences bien réelles et clairement prononcées dans la biologie des formes animales (nous parlons toujours de celles appartenant à une seule et même espèce) qui présentent en même temps des variations de coloration.

Quels sont les facteurs extérieurs qui peuvent être responsables pour l'isomorphisme écologique? Il est à présumer que ce sont surtout la température et la lumière. L'effet de ces facteurs sur la coloration peut

avoir lieu pendant le temps de la formation du plumage et du pelage. C'est précisement pendant cette période que les races géographiques d'une même espèce sont strictement attachées à leurs aires de nidification où le climat et l'activité du soleil (la longueur du jour) sont différents.

Il reste certainement à préciser le mécanisme de l'influence de ces facteurs extérieurs sur l'organisme animal dans la fonction de la formation de l'intégument (et précisement des appendices de ce dernier — plumes, poils). Nous savons maintenant que la glande thyroïde est le régulateur de processus de la mue et de celui d'oxydation. Il est ainsi probable que cet organe a aussi le rapport avec la pigmentation, puisque les variations de coloration sont dues aux dégrès différents d'oxydation d'une seule matière propigmentaire. On pourrait établir une correlation entre la coloration et les particularités du métabolisme chez la forme animale en question. Ces particularités devraient bien répondre aux exigences de la vie dans un tel ou un autre milieu ambiant. En conséquence, il s'agit d'adaptations physiologiques qui paraissent stables et constantes. Le facteur «température» selon toute apparence influe sur le niveau du métabolisme etc. C'est ainsi, par exemple, que les processus vitaux chez les animaux dans les régions arctiques, alpines etc. doivent se distinguer par leur intensité. Le rôle spécifique du facteur température pour la morphogénèse de l'individu paraît d'ailleurs improbable.

Ce rôle spécifique devrait appartenir au facteur «lumière», qui contrôle la fonction de la glande thyroïde. La diminution de la partie claire du jour par la voie du système nerveux central fait fonctionner les régulateurs de la mue. Le facteur «température» détermine la capacité de la thermorégulation de l'organisme et les processus du métabolisme ayant rapport à cette capacité. On peut établir ainsi les «sources adaptives» (si ce terme est permis) des différences de l'oxydation de mélanine chez les formes animales d'une espèce dans le milieu ambiant différent, c'est-à-dire la valeur adaptive (pour la majorite de cas certainement indirecte) des variations géographiques de coloration, exprimant la règle d'isomorphisme écologique. Mais le fond ou la source de ces variations géographiques de couleurs est réellement adaptive — c'est le niveau du métabolisme, correspondant aux exigences du milieu ambiant.

Cette hypothèse est fondée surtout sur l'étude de la variabilité géographique des espèces paléarctiques des oiseaux et en partie — sur celle des autres oiseaux et des mammifères.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIII 1944 ВЫП. 5

ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ ПРОХОДНЫХ РЫБ

В. В. ВАСНЕЦОВ

Кафедра ихтиологии Московского государственного университета

Введение

Регулярные периодические передвижения, или миграции, несомненно играют большую роль в биологии большинства рыб. Лов рыбы во время миграций издавна лежал в основе рыбного промысла, так как миграции вызывают скопление рыбы в определенное время в определенных местах. Поэтому ясно, что выявление факторов, определяющих время и место миграций, и лежащих в основе этого явления закономерностей очень важно для ориентации рыбной промышленности. Знание закономерностей миграций приобретает большое значение в связи с реконструкцией рек и других водоемов. В данном вопросе особенно важно понимание биологической роли и движущих факторов нерестовых миграций проходных и полупроходных рыб. Действительно, сооружение плотин преграждает многим рыбам доступ на нерестилище или изменяет характер реки ниже плотины. Поэтому необходимо знать, влечет ли за собой выключение того или иного отрезка миграции прекращение размножения, возможно ли создать путь для прохода рыб на старое или новое, искусственно сооруженное нерестилище и т. д.

Однако, несмотря на столь большую важность знания закономерностей миграций рыб, до сих пор не существует проработанной теории миграций [1].

Даже в сводках, посвященных вопросам миграции, и в отдельных специальных статьях имеется только ряд высказываний, нередко противоречивого характера (Мик, Meek [19], Шеринг, Scheuring [24], Шмидт [28]). Поэтому создание теории миграций рыб — одна из очередных задач ихтиологии. Основным является вопрос о факторах, обусловливающих время, пути и характер миграций.

Имеется достаточно оснований думать, что у различных рыб, принадлежащих к разным семействам, может быть родам, видам и даже подвидам, факторы, обусловливающие миграцию, могут быть различными в той или иной мере. Чтобы легче найти действующие в данном процессе факторы, понять закономерности их воздействий, необходимо разобраться во всем явлении миграции рыб. Миграции, как и всякое биологическое явление, развились в длительном процессе эволюции, и чтобы понять их в настоящем необходимо знать процесс их возникновения и развития. Таким образом, перед нами стоят два вопроса: вопрос о возникновении миграций в процессе исторического развития и вопрос

[1] Только последние работы Н. В. Лебедева (1940 и рукопись) ведут к созданию теории миграций.

о факторах, вызывающих миграции и обусловливающих их характер в настоящее время. Оба вопроса неразрывно между собой связаны, но все же для удобства мы можем разделить их при рассмотрении.

Настоящая статья посвящена вопросу происхождения миграций. Мы не будем говорить о происхождении всех вообще миграций рыб, а разберем только наиболее сложный вопрос о происхождении нерестовых миграций проходных рыб, меняющих при миграциях среду и идущих из морских или солоноватых водоемов в пресные реки или обратно — из пресноводных водоемов в моря; главным образом мы обращаем внимание на первые, так называемые анадромальные миграции. Такое, на первый взгляд казалось бы, неправильное выдвижение вперед более сложного случая по нашему мнению оправдывается тем, что в сложном случае резче выявляются основные черты явления и тем облегчается решение вопроса.

Теория происхождения миграций проходных рыб

Почти все высказывания по вопросу о происхождении миграций проходных рыб сводятся к одному положению (Мейснер [18]). Представители какого-либо вида рыб в течение эволюции меняют во взрослом состоянии места своего обитания — свои кормовые районы, переходя, например, из рек в моря (или обратно), и приобретают при этом ряд приспособлений к новым условиям; ранние стадии развития тех же видов — икра и личинки — не обладают способностью эволюировать и сохраняют приспособления к прежним условиям существования. Отсюда неизбежно возникают миграции в направлении, обратном ходу распространения в историческом развитии. В противном случае, т. е. при икрометании в новых условиях, все ранние стадии развития гибли бы. По существу такого взгляда придерживается Мик [19].

Несколько иной взгляд, но основанный на том же положении, был высказан Л. А. Зенкевичем [9]. По мнению Зенкевича, анадромальные миграции проходных рыб явились следствием изменения не места обитания взрослых рыб, а условий обитания, причем взрослые рыбы смогли приспособиться к новым условиям, а особи на ранних стадиях развития (по крайней мере у некоторых рыб) не смогли измениться; это и привело к смещению размножения в места, обладающие условиями прежних мест обитания. Конкретно Зенкевич указывает, что в конце третичной и в начале четвертичной эпохи арктические моря были сильно опреснены и только впоследствии произошло осолонение. В связи с этим места размножения некоторых рыб, в частности лососевых, передвинулись в реки. Подобное же объяснение дает Зенкевич и миграциям рыб наших южных морей. Таким образом, автор связывает возникновение миграций проходных рыб с сильными климатическими изменениями, происходившими в северном полушарии в конце третичной и в начале четвертичной эпохи. Этим объясняется то, что типичные анадромальные миграции наблюдаются почти исключительно у рыб северного полушария и притом в умеренных широтах.

Гипотеза Зенкевича базируется на том же предположении о меньшей способности эволюировать у ранних стадий развития рыб. Поэтому мы могли бы объединить все указанные теории миграций проходных рыб в одну теорию инерции ранних стадий развития. В основе этой концепции лежит неправильное понимание биогенетического закона, неудачно сформулированного Э. Геккелем и гласящего, что более ранние стадии развития, как правило, сохраняют более древние признаки. Однако Дарвин, положения которого легли в основу работ Геккеля и Ф. Мюллера, говорит: «естественный отбор будет действовать на орга-

низмы во всяком возрасте». Точно так же данные Ф. Мюллера говорят за то, что ранние стадии развития могут меняться в течение эволюции так же сильно, как и поздние стадии.

Работы С. Г. Крыжановского [14] и Б. С. Матвеева [17] показали, что близкие виды рыб на ранних стадиях развития (икра и личинки) отличаются иногда друг от друга сильнее, чем в более поздних стадиях развития или во взрослом состоянии. А это указывает на то, что ранние стадии эволюируют отнюдь не слабее, чем более поздние.

Физиологические приспособления икры и личинок эволюируют также с не меньшей скоростью. С. С. Елизарова [8] показала, что икра и личинки азовской хамсы не выдерживают солености Средиземного моря. Но совершенно очевидно, что азовская хамса произошла от средиземноморской и притом сравнительно недавно. Таким образом ее приспособление к осмотическому давлению изменилось сравнительно быстро. Весьма слабо отличающиеся подвиды или расы одного и того же вида различаются иногда по месту, а следовательно, и по условиям своего размножения. Так шемая Азовского моря мечет икру в притоках Кубани в пресной воде, в связи с чем совершает нерестовые миграции из моря в реку, а шемая Аральского моря (возможно отдельная, но очень близкая раса) мечет икру в самом Аральском море в солоноватой воде. Из различных подвидов (может быть очень близкие виды) каспийской сельди одни мечут икру в самом море в солоноватой воде, другие идут для икрометания в реки. Наконец, одни роды одного и того же подсемейства налимов семейства тресковых мечут икру в море, другие — в пресных водах. Мы здесь привели только некоторые примеры, но из них видно, что приспособления к условиям развития меняются не в слишком длительные сроки.

Большой консервативности ранних стадий развития у рыб по сравнению с поздними стадиями не существует, поэтому обосновывать на этом происхождение миграций не приходится. Также могут быть выставлены возражения и против второго положения этой теории, выводимого из первого и утверждающего, что миграции проходных рыб возникают только вследствие изменения биологии взрослых рыб и сохранения прежней биологии ранних стадий развития и всей биологии размножения.

Подавляющее большинство представителей семейства Serranidae является морскими рыбами, мечущими в море пелагическую икру. Поэтому мы имеем основание думать, что такова исходная биология размножения данного семейства. Однако известны (Мик [19]) некоторые представители этого семейства, мечущие пелагическую икру в устьях рек и лагунах с опресненной водой, куда они совершают миграции (например Morone labrax). У Атлантических берегов Америки живет несколько видов того же рода Morone, одни из которых входят в устья рек, где выметывают пелагическую икру, другие же входят дальше в реки и здесь мечут уже не пелагическую, а донную икру, приклеивающуюся, как у большинства пресноводных рыб. Наконец, существуют постоянно пресноводные виды. Таким образом, у рода Morone имеются все переходы от чисто морских рыб к проходным, совершающим миграции в реки. У нас нет основания считать пресноводных и проходных Morone или других пресноводных Serranidae исходными формами. Наоборот, все говорит за то, что икрометание в реках для Serranidae является вторичным, вновь приобретенным свойством.

Итак, мы видим, что икрометание в реках и связанные с ним миграции могут вновь образоваться в течение исторического развития. Это еще раз подтверждает наши возражения против наиболее распространенных взглядов на происхождение миграций проходных рыб.

Биологическое значение нерестовых миграций проходных рыб

Поскольку имеющаяся теория происхождения миграций проходных рыб не может нас удовлетворить, так как лежащие в ее основе положения не подтверждаются фактами, мы должны искать новых объяснений. С этой целью мы несомненно должны обратиться к основной теории эволюции — к теории Дарвина. Основным выводом из теории Дарвина является положение, что все черты вида, его морфологические и физиологические особенности, формы отношений с внешней средой возникают в процессе исторического развития в результате действия естественного отбора, а следовательно, являются приспособительными. Приспособительными особенностями организмов, их строения, физиологии, поведения следует считать такие, которые обеспечивают выживание необходимого для продолжения существования вида количества индивидуумов.

Таким образом, согласно теории Дарвина, чтобы понять происхождение нерестовых миграций проходных рыб, надо вскрыть их адаптивное значение.

Если брать нерестовые миграции рыб вообще, то их адаптивное значение надо считать общепризнанным; принимается, что рыбы идут метать икру в такие места, где условия наиболее благоприятны для развития и выживания их икры и личинок. Однако при таком общем представлении об адаптивном значении миграций можно притти к ошибочным выводам. Имеются данные, что икра и личинки какого-либо вида рыб обладают определенной реакцией на окружающие условия; благоприятным для развития и выживания их является только какой-либо определенный интервал каждого фактора, например температуры, солености, содержания кислорода и т. д. Можно думать, что рыбы данного вида совершают свои нерестовые миграции именно в те места, где имеется наиболее благоприятная комбинация данных факторов. В этом, казалось бы, возможно усматривать адаптивное значение нерестовых миграций. Однако такое заключение было бы ошибочно и не отвечает на поставленный вопрос. Определенная реакция икры и молоди развивается в течение исторического развития как приспособление к условиям определенного места икрометания. Значит, рыбы прежде должны совершить миграцию в данное место, а затем уже может выработаться соответственная реакция икры и молоди, а не наоборот. Таким образом, объяснение адаптивности миграции в данном рассуждении не заключается.

Более определенные указания на адаптивность нерестовых миграций, и как раз проходных рыб, мы находим в работах С. Г. Крыжановского и П. Ю. Шмидта. С. Г. Крыжановский в работе о развитии проходных карповых, шемаи и рыбца [13] констатирует отсутствие у икры и личинок данных видов рыб ряда признаков, свойственных карповым, мечущим икру в условиях стоячих водоемов, как то: приклеивающих органов личинок, богатой сети кровеносных сосудов в непарных плавниках. Отсутствие этих признаков не препятствует икре и личинкам шемаи и рыбца развиваться в быстро текущих речках с песчаным или каменистым грунтом, но было бы гибельно в условиях стоячих водоемов с их илистым грунтом и меньшим содержанием кислорода, хотя бы и временным. Отсюда С. Г. Крыжановский делает заключение о биологическом значении миграции для указанных рыб. Однако нам кажется, что в данном случае означенный автор делает ту же ошибку, что и в разобранном выше положении. Он из вторичного момента приспособления к условиям места икрометания выводит заключение о значимости миграций, между тем как это приспособление могло возникнуть только уже при икрометании на данном месте. П. Ю. Шмидт в своей книге

«Миграции рыб» [28] указывает, что миграции в реки лососей, повидимому связаны с тем, что в реках борьба за существование слабее, чем в морях. Однако Шмидт не развивает своей мысли, а в такой общей форме она не дает материала для разбора.

Таким образом, все высказанные до сих пор в литературе взгляды на адаптивное значение миграций не могут нас удовлетворить.

Нерестовые миграции проходных рыб, как и все нерестовые миграции, несомненно носят характер приспособления, т. е. обеспечивают выживание достаточного количества индивидуумов. Для нерестовых миграций ясно, что здесь дело идет о выживании потомства — икры и молоди. Возникает вопрос, от каких же гибельных факторов предохраняет икру и молодь нерестовая миграция проходных рыб. Факторами, губящими икру и молодь, как мы знаем, могут быть, во-первых, явления физического и химического порядка — факторы абиотические — и, во-вторых, окружающие организмы — факторы биотические. Рассмотрим сначала возможность защиты путем миграций от абиотических факторов.

Мы знаем, что икра и молодь каждого вида рыб способны развиваться и жить в определенных интервалах того или иного фактора абиотической среды: температуры, солености, содержания кислорода, ионов водорода и т. п. и за пределами этого интервала икра или личинки не развиваются и гибнут. Поэтому можно предположить, что нерестовые миграции возникли для обеспечения развития молоди в благоприятных условиях. Ошибочность такого взгляда мы уже разобрали выше. Теперь рассмотрим его несколько с другой стороны.

Тот факт, что икра и личинки различных видов приспособлены переносить весьма различные интервалы каждого фактора, указывает на весьма большую возможность приспособления икры и личинок рыб к самым различным условиям абиотической среды. Конечно, существуют такие условия, в которых жизнь икры или мальков совершенно невозможна, но это уже исключительные условия, практически редко встречающиеся в водоемах. Обычные же амплитуды изменений условий все захватываются способностью к приспособлению. Например, икра одних видов рыб может развиваться при солености несколько выше океанической, других — только в пресной воде; одни рыбы размножаются при температуре ниже 0°, другие при +50° С, в горячих источниках и т. д. Поэтому у нас нет оснований думать, что икра или молодь рыб не могут приспособиться к условиям среды каждого данного участка водоема. А раз приспособление уже произошло, то основная масса потомства будет выживать (кроме случаев нерегулярных, внезапных изменений среды). Таким образом, приспособление к абиотическим гибельным факторам будет заключаться в выработке соответственных физиологических реакций, достаточных для условий данного места обитания, и не потребует переноса места размножения в другой район.

Совершенно в другом положении оказываются икра и личинки по отношению к биотическим факторам гибели — к врагам. Здесь никогда не могут возникнуть приспособления, полностью обеспечивающие выживание; может выжить только известный процент, так как враг тоже имеет свои приспособления для нахождения и захвата добычи. Если бы добыча вследствие своих приспособлений нацело освободилась от преследования врага, то враг должен был бы исчезнуть. Но освободившееся место было бы занято новым врагом, уничтожающим свой процент добычи. Таким образом, ни один вид животных не может полностью освободиться от врагов (в том числе паразитов и микробов), а может только иметь приспособления, снижающие процент гибели. Это же относится и к ранним стадиям развития рыб. Среди различных при-

способлений к спасению от врагов существуют и скрывание, и уход от врага на большее или меньшее расстояние. Мы можем думать, что нерестовая миграция и есть такой уход от врага, снижающий процент гибели. При этом не надо забывать, что массовое передвижение производителей несомненно повышает их гибель и только при компенсации путем большого процента выживания молоди оно будет выгодно для вида.

На основании всех этих соображений мы должны думать, что приспособление к защите икры и личинок от абиотических факторов не может выразиться в нерестовых миграциях производителей. В противоположность этому, приспособления к меньшей гибели икры и личинок от врагов могут приобрести форму переноса мест нереста туда, где меньше врагов.

Высказанная нами гипотеза о биологическом значении нерестовых миграций проходных рыб требует проверки и доказательств. Для полного ее доказательства требовалось бы сравнить процент выживания потомства одного и того же вида в условиях морского биоценоза и в реке. Однако такой эксперимент провести невозможно, так как икра и личинки имеют уже выработавшиеся реакции приспособления к месту их развития и в иных условиях должны погибнуть независимо от деятельности врагов. Но имеется ряд косвенных данных, подтверждающих нашу теорию.

Одним из приспособлений к защите молоди от врагов у рыб является специальная забота о потомстве с устройством гнезд и охраной икры и молоди. Сюда же должны быть отнесены ношение икры родителями на себе и живородность. Поэтому по количеству рыб, проявляющих специальную заботу о потомстве, можно судить о напряженности деятельности врагов, угрожающих икре или молоди в каком-либо водоеме.

Так как установить количество рыб данного вида в водоеме мы не можем, то воспользуемся для своих выводов количеством видов, проявляющих специальную заботу о потомстве. Во внутренних пресноводных водоемах СССР, захватывающего почти всю северную Евразию, из 265 видов рыб (по списку Берга [1]) специальную заботу о потомстве проявляют всего 15,6%, включая сюда и те виды, заботы о потомстве которых еще не вполне доказаны, а также проходных рыб. Видов, откладывающих настоящую пелагическую икру в стоячих пресноводных водоемах СССР, не имеется; только некоторые мечут в реках икру, которая переносится течением во взвешенном состоянии или перекатывается по дну; такую икру имеют 7 видов, т. е. 2,6%.

Если учтем те же величины для морей, окружающих СССР, включая сюда и солоноватое Каспийское море, то получим следующие цифры. В Каспийском море из общего числа рыб, размножающихся в самом море, специальную заботу о потомстве проявляют 70,3%, а пелагическую икру откладывают 26% видов. В наших северных морях — Баренцовом, Белом и Карском (по списку Книповича [11]) — специальные заботы о молоди свойственны 22% видов; 8% определенно не охраняют икру (при этом икра донная); 29% мечут пелагическую икру. В отношении остальных видов, составляющих 41%, неизвестно, охраняют ли они икру или нет; надо думать, судя по проявлению заботы о потомстве у их ближайших родственников, что по крайней мере большая часть их икру охраняет. Приведем такие же данные по Черному и Азовскому морям (по спискам Книповича и Сластененко [12, 21]) и для дальневосточных морей (по спискам Солдатова — Линдберга и Таранца [23, 25])[1]. Для удобства все эти данные расположим в табли-

[1] Данные по биологии размножения отдельных видов рыб взяты из столь обширной литературы, что цитировать ее в журнальной статье мы не считали возможным.

цу, включив в нее и приведенные выше сведения. Весьма возможно, что большинство (во всяком случае не менее половины) тех рыб, биология размножения которых нам неизвестна, охраняет свою икру. Это можно предположить относительно семейств Cottidae, Agonidae, Liparidae и др. (табл. 1).

Таблица 1

Процентное соотношение видов, различающихся по биологии размножения, в водоемах СССР

Водоемы	Рыбы, проявляющие заботу о потомстве	Рыбы, не проявляющие заботы о потомстве	Рыбы, мечущие пелагическую икру	Рыбы, биология размножения которых неизвестна	Примечания
Пресноводные водоемы СССР	15,6	73,0	—	11,4	Повидимому, не менее половины рыб с неизвестной биологией размножения охраняет свое потомство
Баренцово, Белое и Карское моря	22,0	8,0	29,0	41,0	
Черное и Азовское моря	40,8	7,2	48,0	4,0	
Моря Дальнего Востока	30,0	29,0	17,0	24,0	Возможно, что в группу не охраняющих внесены и виды, охраняющие свою молодь
Каспийское море	70,3	3,7	26,0	—	

Итак, мы видим, что количество видов рыб, охраняющих так или иначе свое потомство, в морях, омывающих СССР, т. е. практически всю северную Евразию, гораздо больше, чем во внутренних пресноводных водоемах. А это может быть понято как указание на большее количество врагов икры и молоди в морях. Следует также отметить, что забота о потомстве в специальном значении этого термина проявляется почти исключительно у рыб с донной икрой, откладываемой в береговой зоне. В то же время в морях большой процент видов откладывает пелагическую икру или имеет пелагических личинок. Это обстоятельство, возможно, указывает на то, что наибольшей опасности подвергается молодь в прибрежной полосе и у дна, в то время как пелагическая икра и личинки меньше подвергаются опасности.

Приведем теперь некоторые данные о водоемах, лежащих вне СССР (табл. 2). В северной части Атлантического океана и прилежащих морях мы находим ту же картину, что и в морях, омывающих СССР

Таблица 2

Процентное соотношение видов, различающихся по биологии размножения в водоемах вне СССР

Водоемы	Рыбы, проявляющие заботу о потомстве	Рыбы, не проявляющие заботы о потомстве	Рыбы, мечущие пелагическую икру	Рыбы, биология размножения которых неизвестна
Север Атлантического океана	31,0	16,0	38,0	15,0
Пресные воды Северной Америки	16,0	69,0	0,5	14,5
Пресные воды Африки	80,0	20,0	—	—

(Эренбаум, Ehrenbaum [7]). Что касается пресноводных водоемов, то здесь наблюдается интересное явление. В то время как в водах умеренной части Северной Америки (реки Иллинойса) соотношение видов, охраняющих и не охраняющих свое потомство, очень близко к таковому в водоемах СССР (Ричардсон, Richardson [26]), в озерах центральной Африки (бассеин оз. Виктория-Ньянца), т. е. в тропических широтах, соотношение видов обратное: большое число видов, большее даже, чем в морях, охраняет свое потомство и меньшее количество не охраняет. Имеются и виды, откладывающие настоящую пелагическую икру (правда, таких очень мало, всего констатирован 1 вид) (Греэм, Graham [5]).

Таким образом, приведенные факты подтверждают нашу гипотезу о большей безопасности икры и молоди в пресных водах, чем в морях. Исключение, которое представляют водоемы тропической Африки, только подтверждает наши взгляды. Нам неизвестны нерестовые миграции рыб в реки тропических широт Африки и южного полушария. Очевидно наша гипотеза правомерна только по отношению к пресноводным водоемам умеренных широт северного полушария.

Другой ряд фактов, косвенно указывающих на бо́льшую безопасность молоди и икры проходных рыб на местах их нереста, связан с их относительным количеством в водоемах и их плодовитостью. Действительно, количество проходных рыб в каждом данном водоеме относительно весьма незначительно, гораздо меньше, чем всех других видов. Конечно, мы можем судить о количестве рыб только по уловам, показателю весьма ненадежному, но все же для наших целей достаточному.

Приведем некоторые примеры. По официальным данным в северном Каспии лов осетровых дает в среднем 2,6% всего улова по весу; белорыбицы еще меньше — всего 0,2%; в то же время полупроходной лещ дает 24%, судак 12,1%. То же мы наблюдаем и в бассейне Азовского моря, где улов проходного рыбца дает 0,4%. В Аральском море проходные рыбы щип и усач дают первый 1,7% улова, а второй 2,5%; в то же время лещ дает 28,6%, сазан 26,5%. В Баренцовом море лососевые дают 0,2% улова, а тресковые 90%. Если эти весовые показатели мы перечислим на штуки, то получится еще более резкая разница, так как почти все проходные рыбы — рыбы крупные. Исключениями из указанного правила являются тихоокеанские лососи, собственно — кета, горбуша и отчасти нерка, и волжские сельди. Об этих исключениях мы скажем ниже.

Другим отличительным признаком проходных рыб является сравнительно низкая плодовитость их стада. Годовая индивидуальная плодовитость самок может быть и велика (например у осетровых), но плодовитость всего стада низкая, так как половая зрелость наступает поздно и нерест происходит не каждый год.

С. А. Северцов [22] предложил вычислять потенциальную плодовитость стада животных по формуле $q = (1 + r)^{\frac{1}{p \cdot j \cdot s}}$, в которой q — потенциальная плодовитость, r — число детенышей в год (у рыб — число икринок у одной самки), p — время наступления половой зрелости, j — промежутки между икрометанием и s — соотношение полов, которое у рыб мы можем принять за 1. Если мы вычислим по этой формуле показатели плодовитости стада проходных и непроходных рыб, то получим результаты, указанные в табл. 3. Из таблицы мы видим, что плодовитость стада у проходных рыб гораздо ниже, чем у полупроходных.

Итак, в стаде проходных рыб какого-либо водоема имеется сравнительно немного производителей и плодовитость этих производителей не

Таблица 3.

Проходные		Полупроходные и непроходные	
виды рыб	потенциалы плодовитости	виды рыб	потенциалы плодовитости
Семга	2,69	Сазан	79,37
Осетр	1,32	Лещ	62,62
Рыбец	9,78	Вобла	46,41
Усач аральский	4,54	Судак	66,94

велика. Отсюда мы можем вывести заключение, что виды проходных рыб при малейшей случайности, снижающей численность стада или его приплода, подвергаются большой опасности исчезновения, что и должно было бы произойти в течение длительного времени существования вида. Но так как этого не произошло, то очевидно существует какой-то момент, обеспечивающий устойчивость вида. Таким фактором, надо думать, является высокий процент выживания молоди. К сожалению, для проверки выдвинутого нами предположения мы до сих пор не имеем сколько-нибудь верных данных по выживанию молоди в естественных условиях для ряда видов. Достаточно точные данные имеются лишь для нерки и для карпа[1], из которых первая относится к проходным рыбам, а второй к полупроходным. Однако и этот материал не может быть нами использован, так как карп разводится все же при известном вмешательстве человека и его охране, а нерка проявляет заботу о потомстве. Но приведенный выше сравнительный материал по численности и плодовитости все же, по нашему мнению, говорит за бо́льшую безопасность икры и молоди для проходных рыб на местах их нереста.

При большом количестве производителей такая высокая выживаемость потомства должна дать относительное переполнение водоема, что, повидимому, и имеет место в двух случаях, указанных выше исключений — у дальневосточных лососей и у каспийско-волжских сельдей. У тихоокеанских лососей такое перенаселение повидимому компенсируется поголовной гибелью производителей, у волжских сельдей возможно в связи с таким большим выживанием молоди находится неустойчивость стада, дающая то подъем численности, то сильное снижение. Возможно также, что у сельдей это же ведет к образованию новых форм, выходящих до известной степени из конкуренции с прародительской формой.

Наконец, имеется еще один ряд сравнительных данных, говорящих за большую безопасность молоди и икры у проходных рыб. В данном случае мы проведем сравнение не между морскими рыбами и проходными, а между пресноводными озерными и полупроходными рыбами, с одной стороны, и проходными и чисто речными рыбами — с другой, вернее между рыбами, мечущими икру в условиях стоячей или слабо текучей воды, и рыбами, мечущими икру в настоящей текучей воде. Такое сравнение в данном случае вполне правомерно, так как все настоящие проходные рыбы мечут свою икру на более или менее сильном течении вне зарослей растений. Если имеет место нерест в озерах (нерка), то эти озера имеют характер расширенной реки (т. е. они слабо проточны) и могут быть причислены к типу олиготрофных. Кроме того, проходные рыбы идут на нерест в реки не только из морских водоемов, но и из пресноводных стоячих водоемов, как это имеет место у лососей и рыбца Ладожского озера. Биология икрометания и молоди рыб, нерестующих на течении (реофильных), характерно отличается от таковой рыб, мечущих в стоячей воде или на слабом течении (лимнофильных). Эта

[1] Данные работ Мосрыбвтуза (Черфас) также не дают материала для сравнения.

разница биологии заключается, между прочим, в относительной продолжительности инкубационного периода и периода резорбции желтка после вылупления. На это обстоятельство первый обратил внимание С. Г. Крыжановский. Он указывает, что у таких реофильных карповых рыб, как шемая, рыбец и бекасик (Leuciscus aphipsi), инкубационный период сравнительно короток, а период от вылупления до резорбции желтка сравнительно продолжителен; наоборот у лимнофильных — сазана, карася — инкубационный период сравнительно длинный, а период питания желтком сравнительно короткий. Это же явление наблюдается и у других карповых рыб, отличающихся по месту их икрометания. Чтобы дать представление о данном явлении, нами составлена таблица продолжительности инкубационного периода и времени резорбции желтка для ряда карповых рыб (табл. 4).

Таблица 4

Продолжительность (в сутках) инкубационного периода и периода питания желтком у реофильных и лимнофильных карповых рыб [1]

Лимнофильные				Реофильные			
вид	инкубационный период	желточный период	t в °С	вид	инкубационный период	желточный период	t в °С
Сазан	6	4	+20—22	Шемая	2	10	+20
Лещ	6	3	+18—20	Рыбец	2	10	+20
Плотва	9	6	+15	Бекасик	2	9	+20
Карась	9	6	+18	Усач гокчинский	6	11	+17
Красноперка	5	5	+16—20	Подуст	9	11	+15
Уклейка	3	6	+20	Голавль	4	15	+20
Линь	3	14	+20	Чехонь	2	6	+19
				Язь	8	7	+15
				Пескарь	8	9	+16

При составлении данной сравнительной таблицы возник следующий вопрос. Известно, что продолжительность инкубационного периода, а может быть и периода желточного питания, сильно меняется в зависимости от влияния внешних условий, главным образом температуры. Поэтому необходимо было решить: приводить ли продолжительность инкубационного периода к одной температуре или нет. Мы пришли к выводу, что правильнее брать данные при разных температурах и именно тех, при которых происходит нерест, так как здесь нужно сравнивать не физиологические особенности, а экологические. Однако в таблице мы могли указать лишь те температуры, которые были даны в опытах, т. е. только близкие к температуре нереста. Из таблицы видно, что действительно подавляющее большинство реофильных карповых вылупляется из яйца через очень короткий промежуток времени по сравнению с периодом желточного питания. Лимнофильные рыбы, наоборот, имеют более продолжительный инкубационный период, чем период желточного питания. Однако имеются и исключения. Например, линь — рыба лимнофильная — по продолжительности периодов инкубационного и питания желтком сходен с рыбами реофильными. То же надо сказать и об уклее. У язя и красноперки оба периода имеют одинаковую продолжительность. Но все же таких случаев немного по сравнению с ярко выраженными случаями указанных выше типов.

[1] Приведенные в таблице данные взяты почти полностью у С. Г. Крыжановсвого и из кандидатской диссертации И. С. Лагойко (Биофак МГУ), любезно предоставивших нам свои материалы. Эти материалы только частично дополнены собственными наблюдениями автора.

Естественно возникает вопрос, приложимо ли это правило ко всем вообще костистым рыбам. Ясно, что для разрешения этого вопроса необходимо было бы провести сравнение не различных отрядов или семейств между собой, а только отдельных родов или даже видов внутри одного и того же семейства. Действительно, представители различных семейств и даже групп близких родов внутри одного и того же семейства так сильно отличаются друг от друга по биологии размножения, что сроки продолжительности их инкубации являются величинами не равноценными в данном, интересующем нас отношении. Нельзя, например, проводить сравнение между лимнофильным лещом и реофильным лососем, так как у последнего икра и ранние личинки находятся внутри гнезда. Провести необходимое сравнение вообще чрезвычайно трудно. Во-первых, нет точных (а иногда и совсем нет) сведений о продолжительности инкубационного периода, а особенно периода желточного питания; во-вторых, трудно найти примеры столь резкого деления родов семейства на реофильных и лимнофильных, как это имеет место у карповых. Например, казалось бы весьма удобно сравнить между собой представителей семейства лососевых или хотя бы различных видов рода Coregonus. Действительно, среди них мы находим виды или подвиды, мечущие икру в реках, и другие, близкие, нерестящиеся в озерах. Однако эти последние мечут икру в озерах олиготрофного типа, в известном отношении (по бедности фауны и флоры) приближающихся к более быстрым рекам. Кроме того сведения о биологии нереста рода Coregonus чрезвычайно скудны. Более подходящий для сравнения материал дает семейство окуневых, хотя его представители могут быть разделены на реофильных и лимнофильных лишь с большой оговоркой. Данные по времени инкубации и желточного питания для различных видов окуневых все же дают картину, приближающуюся к тому, что мы видели у карповых (табл. 5).

Таблица 5

Продолжительность (в сутках) инкубационного периода и периода питания желтком у лимнофильных и реофильных окуневых [1]

Лимнофильные				Реофильные			
вид	инкубационный период	желточный период	t в °C	вид	инкубационный период	желточный период	t в °C
Окунь	9	4	15	Ерш	5,5	6	15
Судак	4,5	5	17,9	Бирючок	7	7	14

Из приведенной таблицы мы видим, что у окуня, наиболее приближающегося по биологии своего размножения к лимнофильным рыбам, период инкубации длиннее периода желточного питания, а у прочих окуневых, которые в том или ином отношении проявляют сходство с реофильными рыбами (чисто реофильным является бирючок), продолжительность периодов инкубации и желточного питания равная.

Приведенные выше данные показывают, что у рыб, мечущих икру в реках или олиготрофных участках озер с песчаным и каменистым грунтом, период менее подвижной личинки, обремененной желтком, длиннее, чем у рыб, размножающихся в стоячих или слабо текучих водоемах с зарослями растений. Это возможно только в том случае, если такие менее подвижные личинки подвергаются меньшей опасности

[1] Данные по окуню, ершу и бирючку взяты из работы И. С. Лагойко, а по судаку — из материалов С. П. Алексеевой и собственных наблюдений.

быть уничтоженными врагами. Напротив, период нахождения эмбриона в неподвижном состоянии в оболочке икры у рыб, мечущих в реках, короче, а это как будто указывает на бо́льшую опасность, которой подвергается в условиях реки икра. Действительно, мы имеем указания (Берлянд [2]), что выметанная на открытом месте в реке икра быстро пожирается рыбами почти нацело. Такого интенсивного истребления икры, отложенной на растениях, не наблюдалось, и процент уничтоженной икры все же оказывался не столь велик. Интересно отметить, что у рыб, мечущих икру в зарослях растений, более короткий период питания желтком как бы гармонирует и с большей возможностью получения пищи, так как здесь планктон богаче, чем в быстрых реках. Наоборот, в реках, бедных планктоном, личинки дольше питаются за счет желтка и, только развившись, переходят на внешнее питание. Здесь мы имеем несомненную связь между приспособлениями к защите от врагов и приспособлением к условиям питания. Этого вопроса о связи приспособлений животного к различным сторонам его жизнедеятельности мы еще коснемся несколько ниже.

Изложенные выше косвенные данные приводят нас к выводу, что в пресных водах, главным образом в реках, а также в стоячих, но бедных фауной водоемах, потомство рыб на стадиях, следующих сейчас же после вылупления, подвергается меньшей опасности, чем в морях или эвтрофных озерах. Отсюда мы можем заключить, что миграции проходных рыб являются приспособлением к сохранению потомства — особой формой заботы о потомстве. Однако против такого заключения может быть выдвинуто существенное возражение. Если икрометание в реках более обеспечивает выживание молоди рыб, а в морях молодь подвергается большей гибели и, следовательно, нерестовые анадромальные миграции возникли именно как приспособление, способствующее большему выживанию потомков,— то как могли возникнуть в течение эволюции обратные катадромальные миграции, например столь удивительная миграция угря?

Указанное противоречие находит, однако, достаточно ясное объяснение. Анализ количественного соотношения видов с различной биологией размножения приведен выше (табл. 1). Он указывает, что, наравне с мигрирующими формами и охраняющими свое потомство, в морях присутствует большое количество видов, которые мечут пелагическую икру, и даже число таких видов в морях превалирует. Отсюда можно заключить, что такая форма икрометания достаточно обеспечивает существование вида и что выживание пелагической икры и молоди в морях больше, чем при икрометании на дне без специальных приспособлений к охране потомства [1]. Таким образом, и катадромальные миграции могут быть объяснены как адаптация.

При таком выводе возникает новый вопрос: почему же у различных видов рыб имеются различные приспособления, повышающие выживание потомства, и чем объяснить наличие у одного вида одних, а у другого вида других приспособлений? Может возникнуть предположение, что это зависит от наследственной биологии предков и у лосося, например, его анадромальная миграция связана с тем, что его предки были рыбами пресноводными, а у угря, совершающего катадромальные миграции,— морскими. Но на основании всего изложенного выше надо признать такое толкование неправильным. Объяснение разнообразия приспособлений, обеспечивающих достаточное выживание потомства у разных рыб, следует искать в той зависимости, которая существует между различными сторонами жизнедеятельности рыбы. Никакая сто

[1] Высокая индивидуальная плодовитость рыб, мечущих пелагическую икру, конечно, указывает и на большую гибель ее, но все же надо думать, что выживание пелагической икры больше, чем не охраняемой донной.

рона жизнедеятельности рыбы не протекает изолированно от других сторон, все взаимоотношения рыбы с внешней средой представляют собой взаимно обусловленную систему. Только адаптация всей системы обеспечивает существование вида. Отсюда понятно, что форма и характер процессов размножения вида зависят от той формы и характера, какие носят у данного вида другие стороны его жизнедеятельности; например питание. Подробнее эту мысль мы развили в специальной статье [4], поэтому здесь останавливаться на ней не будем.

Наконец, наиболее важным противоречием с выдвинутым положением является существование морских рыб, не охраняющих своей донной икры. Однако надо заметить, что биология размножения очень многих морских рыб еще мало известна и ряд видов, которые приходится сейчас причислить к не охраняющим свое потомство, безусловно окажется при дальнейшем изучении в числе охраняющих. Все же известное, небольшое число видов заведомо не охраняет свою икру, откладываемую на субстрат. К этим видам принадлежат, например, мойва, песчанка и, наконец, океаническая сельдь. Но большинство из них, по крайней мере указанные выше, обладает пелагическими личинками, значит в этом отношении должно быть причислено к рыбам с пелагическим потомством. Что же касается икры, которая, как мы полагаем, должна истребляться в очень большом количестве, то здесь мы можем выдвинуть лишь предположение, не подкрепленное доказательствами. Все указанные выше рыбы сравнительно многочисленны, особенно океаническая сельдь, являющаяся наиболее многочисленной рыбой морей северного полушария. Можно предположить, что эта-то многочисленность производителей и компенсирует гибель потомства. А большая гибель икры препятствует перенаселению, которое неизбежно должно бы было наступить, несмотря на обширность области обитания и колоссальную гибель взрослых рыб.

Заключение

Итак, мы пришли к выводу, что анадромальные нерестовые миграции проходных рыб (повидимому, и все другие нерестовые миграции) являются приспособлением к большему выживанию потомства путем перенесения икрометания в более безопасные от врагов места. Отсюда мы должны вывести, что миграции рыб развились в течение эволюции, как всякая другая адаптация.

Самый процесс появления и развития миграций в конкретных случаях мог итти различно у разных видов. В одних случаях происходило постепенное передвижение мест нереста из морей в реки, в то время как районы питания взрослых рыб оставались прежними. Такой случай, повидимому, имел место в истории некоторых Serranidae. В других случаях происходил обратный процесс выселения взрослых рыб на новые места питания, в то время как места нереста оставались прежними. Возможно, что такой путь эволюции прошли лососи и осетровые. Вопрос о происхождении анадромальных миграций у того или другого вида должен решаться конкретно в каждом отдельном случае. Тоже самое относится и к вопросу о происхождении путей миграции в отдельных водоемах. Возможно, что здесь в некоторых случаях играли роль те изменения, которые претерпевали в течение своей истории водоем, регрессии и трансгрессии моря; отсюда постепенное удлинение путей до мест нереста. Однако такая связь образования проходных путей миграций с изменениями водоема не представляется нам обязательной. Мы знаем, что рыбы иногда случайно заходят очень далеко от мест своего обитания. Так семга, помеченная у берегов Норвегии, не раз ловилась во время миграционного пути в реках Белого моря и даже в верхнем течении Печоры. В данном случае, возможно, мы имеем дело с зако-

номерным явлением, но это не может быть приложимо, например, к поимке сазана в озере Селигер, вдали от места его постоянного обитания. Среди морских рыб также наблюдаются случаи поимки далеко за пределами ареала распространения, например Balistes в Черном море. Длинные пути миграций могли образоваться путем закрепления в потомстве таких случайных заходов, если они обеспечивали выживание потомства. Таким образом, и развитие путей миграции какого-либо вида должно выясняться конкретно по отношению к данному виду и к данному водоему. В течение процесса развития миграций в тесной связи с ним должны были развиваться у рыб и те реакции на внешние раздражители или периодические изменения состояния рыбы, которые обусловливали время и направление путей нерестовых миграций. Таким образом, появление и характер факторов, обусловливающих миграции, тесно связаны с самым процессом возникновения и развития миграций.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР, 1932.—2. Берлянд Т. Б., Биология нереста рыбца (Vimba vimba vimba n. carinata Pall.) в бассейне р. Кубани. (Рукопись).—3. Boulenger G. A.. Catalogue of the fresh-water fishes of Africa, London, 1909—1911.—4. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 4, 1938.—5. Graham M., Victoria Nyanza and its Fisheries, Crown Agents for the Colonies, 1929.—6. Дарвин Ч., Происхождение видов, 1907.—7. Ehrenbaum E., Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas, 1936.—8. Елизарова С. С., Влияние активной реакции водородных ионов и солености на яйца Engraulis encrasicholus L., ДАН СССР, т. III (XI), № 6, 1936.—9. Зенкевич Л. А., Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеографическом прошлом, Зоологический журнал, т. XII, вып. 4, 1933.—10. Jordan D. S. a. Ewerman B. W., Middle America, Bull. U. S. Nation, Museum, No. 47, 1896—1900.—11. Книпович Н. М., Определитель рыб морей Баренцова, Белого и Карского, 1926.—12. Книпович Н. М., Определитель рыб Черного и Азовского морей, 1923.—13. Крыжановский С. Г., О зависимости миграций рыбца и шемаи от особенностей их развития, Труды Новороссийской биологической станции, т. II, вып. 1, 1936.—14. Крыжановский С. Г., Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития, Сб. статей памяти акад. А. Н. Северцова, ИЭМ АН СССР, т. I, 1939.—15. Лебедев Н. В., Биологический метод изучения миграций промысловых рыб. (Рукопись).—16. Лебедев Н. В., Возможность предсказания сроков миграции Азовской хамсы, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—17. Матвеев Б. С., О расхождении признаков в онтогенезе костистых рыб, Труды Новороссийской биологической станции, т. II, вып. 1, 1936; Сборн. Пом. акад. АН Северцова, т. II, ч. 1, 1940; Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—18. Мейснер В. И., Промысловая ихтиология, 1933.—19. Meek A., The Migration of fishes, London, 1916.—20. Мюллер Ф., За Дарвина, Классики естествознания, АН СССР, 1940.—21. Сластененко Е. П., Каталог рыб Черного и Азовского морей, Труды Новороссийской биологической станции, т. II, вып. 2, 1938.—22. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, 1941.—23. Солдатов В. К. и Линберг Г. У., Обзор рыб дальневосточных морей, 1930.—24. Scheuring L., Die Wanderung der Fische, Ergebn. d. Biologie, Bd. V, 1929.—25. Таранец А. Я., Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод, Владивосток, 1937.—26. Forbes S. A. a Richardson R. E., The fishes of Illinois. Nat. Hist. Surwey of Illinois, v. III, 1920.—27. Черфас Б. И., Рыбоводство в естественных водоемах, 1940.—28. Шмидт П. Ю., Миграции рыб, 1936.

ORIGIN OF SPAWNING MIGRATION OF MIGRATORY FISH

V. VASNETZOV

Department of Ichthyology at the Moscow State University

Summary

The opinion has been widely adopted that the spawning migration from sea to rivers was due to the fact that in the course of their evolution various fish species left their habitats in rivers and moved to seas. And as the requirements inherent in the eggs and young with respect to environmental factors did not change, the fish inevitably come back to rivers at the spawning period. According to A. A. Zenkevich, anadromous migration developed due to increase of salinity of the sea: the places formerly vizited for spawning were dislodged to fresh-water basins, according as the eggs and young changed their response to the external conditions. This view cannot be considered correct, however, for there have been reported cases of anadromous migration to rivers among such fish as are known to originate from marine ancestry, as Serranidae, for example. It must not be forgotten that like adult animals the eggs, as well as the young at early developmental stages of fish are liable to changes in the course of evolution of a species.

According to Darwin's theory, all the manifestations of the life activity of organisms are essentially adaptive. Consequently, the origin of anadromous migrations cannot be duly interpreted unless we gain insight into their adaptation significance. It is believed sometimes that spawning takes place where the hydrological conditions are favourable for the development of eggs and young, and this is spoken of as an adaptation. But such an opinion is fallacious, for the response to the hydrological conditions is developed in the eggs a secondary reaction, as an adaptation to the spawning place, rather than vice versa. Adaptation to the injurious biotic agents, ennemies, goes to reduce the death-ratio but does not definitely prevent the losses inflicted by these agents. One of the modes of adaptation consists in avoiding the ennemy. It should be supposed that anadromous migrations are connected with a transfer of the spawning places to safer abodes. In fresh-water basins the eggs are more secure than in the sea. It is impossible to prove this statement by way of direct experiment. Indirect proofs are available, however. An over-whelming majority of fishes which spawn near to the sea bottom guard their progeny in some way or other, while there are but few such species among fresh-water dwellers (Table 1 and 2). Anadromous species are few in number and the fecundity of their schools is a low one (Table 3): such situation is not possible unless the survival of eggs and young is high. Species which spawn in rivers feed on yolk during a prolonged period (Table 4 and 5), which points to a greater security of their poorly mobile larvae. Hence it may be inferred that anadromous migrations to rivers, where the eggs are less exposed to attacks by ennemies, have developed as an adaptation aiming at increase of the survival-ratio of the progeny.

Catadromous migration which proceeds in an opposite direction, viz. from fresh-water basins to the sea (as, say, in the eel), should be accounted for by that, in spite of the high percentage of loss, the pelasgic spawn is nevertheless under a better safeguard in the sea than the bottom spawn.

Different fish-species have developed different adaptation because of the relations existing among the many sided life-activity of the animals: feeding, propagation, defense against ennemies. The whole system of the animal's relation to the surrounding medium is an adaptive one.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМОВ

М. С. ГИЛЯРОВ

Энтомологическая лаборатория Института каучука

Симметрия — один из характернейших признаков подавляющего большинства организмов. Симметрично обычно наружное строение организмов (например, у позвоночных билатерально симметричны общие очертания тела, скелет и система локомоторных органов, но симметрия не охватывает полностью всей висцеральной системы). Особенности же наружного строения имеют обычно адаптивное по отношению к среде значение. Именно по характеру общих очертаний тела, коррелирующих с условиями обитания, экологи классифицируют «жизненные формы».

Для познания основных принципов строения организмов интересно провести функциональный анализ основных морфологических признаков живых существ, одним из которых является симметрия. Имеет ли симметрия функциональное, адаптивное значение?

Каждый организм нуждается в определенных условиях среды и должен противостоять силам среды, выводящим его из выгодного для него положения и месторождения, т. е. организм должен находится в определенном равновесии с силовыми воздействиями среды. Наиболее универсальным силовым воздействием, которому подвергаются организмы, является действие силы тяжести.

Лишь в отношении более мелких, обитающих в морской воде (с удельным весом больше единицы) организмов, находящихся в ней во взвешенном состоянии, сила тяжести вполне уравновешивается весом вытесненной воды. Поэтому среди планктических Protozoa, практически лишенных способности к самостоятельным активным передвижениям, могли возникнуть формы с полиаксонным шарообразным строением, находящиеся в состоянии безразличного равновесия (Radiolaria, Heliozoa).

В отношении всех более крупных организмов действие силы тяжести создает резко различные статические и динамические условия для сторон, обращенных к поверхности земли, и для сторон, обращенных вверх. Создается различие силовых соотношений для различных частей организма в направлении вертикальной оси. В случае обитания в более или менее неподвижной среде и отсутствия способности к активному передвижению, силовые воздействия в плоскостях, перпендикулярных к вертикальной оси, одинаковы со всех сторон. Поэтому для поддержания равновесия, необходимой для организма устойчивости, в том случае, если неподвижный организм обитает на горизонтальной поверхности [1], наиболее выгодной формой является радиально-симметричная.

Радиальная симметрия в условиях покоящейся среды (или среды с равновероятными со всех сторон изменениями давления) при наименьшем

[1] Поверхность суши или дно моря в среднем можно принять за горизонтальные поверхности.

развитии опорных приспособлений обеспечивает наибольшую устойчивость, наиболее прочное равновесие. Поэтому радиальная симметрия вырабатывалась у животных, ведущих прикрепленный образ жизни (Coelenterata), и даже у вторично неподвижных форм (Pelmatozoa — Crinoidea)[1]. Радиально симметричны плодовые тела высших грибов (Agaricaceae, Boletaceae), апотеции Sclerotinia и т. д.; также радиально симметричны и общие контуры свободно растущих укореняющихся растений: сечение ствола и проекция кроны деревьев — круг, сечение соломины и проекция на горизонтальную плоскость куста злака — круг и т. д.

Изменение силовых соотношений в каком-либо из направлений, перпендикулярных к вертикальной оси, создает различие условий в этом направлении, в зависимости от того, обращены ли части организма в сторону действия этого фактора или в противоположную. Под воздействием таких факторов радиальная симметрия заменяется билатеральной, обеспечивающей наибольшую устойчивость при совокупном действии силы тяжести и силы, перпендикулярной к ней.

В простейших случаях билатеральная симметрия может быть обусловлена прямым воздействием среды (у генотипически радиально-симметричных организмов), возникая под непосредственно формирующим воздействием внешних сил («механоморфозы» по терминологии Sachs и Herbst)[2]. Так, например, билатерально-симметричны кроны открыто растущих деревьев в местностях с постоянным преобладанием определенного направления ветра — плоскость симметрии проходит в этом направлении.

Активное поступательное движение организмов создает неодинаковые условия сопротивления среды (части, обращенные в направлении движения, испытывают большее сопротивление). Вследствие этого у всех активно передвигающихся животных развивается билатеральная симметрия, в некоторых случаях даже вторично, как, например, у Echinozoa (Regularia — Irregularia). Отсутствие билатеральной наружной симметрии приводило бы к затруднению фиксации положения тела при остановках и изменениях направления движения, а также при быстром передвижении, что делало бы животных менее жизнеспособными[3].

Билатеральная симметрия развивается также у неподвижных организмов, обитающих на негоризонтальных субстратах.

Так, например, фенотипически билатерально-симметричны растущие на наклонных субстратах плодовые тела Agaricaceae, билатерально-симметричны стволы деревьев, растущих на крутых склонах, и т. д.

Неодинаковые силовые воздействия, обусловленные прикреплением проксимальных частей к поверхности, наклонной к горизонтальной плоскости, приводят к образованию генотипически закрепленных билатерально-симметричных структур (например листья высших растений). Билатерально-симметричны радиальные органы радиально-симметричных организмов (лепестки правильных цветов Angiospermae, лучи Coelenterata и Crinoidea и т. д.)[4]. В этом случае билатеральная симметрия возникает вследствие неодинаковых условий сопротивления силе тяжести проксимальной (укрепленной) и дистальной (свободной) частей. Отсутствие билатеральной симметрии радиальных органов потребовало бы

---

[1] Тенденция к образованию форм с наружной радиальной симметрией наблюдается при переходе к неподвижному образу жизни даже у таких типичных Bilateria, как насекомые (многие Coccidiae).

[2] По Ю. А. Филипченко — «морфозы».

[3] Асимметричны только немногие неподвижные или малоподвижные животные.

[4] Интересно, что в большинстве случаев «правильные» (актиноморфные радиально-симметричные) цветы и соцветия у Angiospermae возникают на вершинах вертикальных побегов, а «неправильные» (зигоморфные билатерально-симметричные) — на боковых — наклонных или горизонтальных.

развития дополнительных опорных образований для поддержания их в определенном положении, т. е. было бы невыгодно для организма.

Таким образом, симметрия (радиальная у прикрепленных к горизонтальному субстрату, билатеральная у активно движущихся организмов или у прикрепленных к наклонному субстрату) является полезным признаком с ярко выраженным адаптационным характером. Наружная симметрия — один из характернейших общих признаков организации живых существ — признак, экологически обусловленный. Поэтому сходные типы симметрии[1] возникают независимо в самых разнообразных ветвях органического мира, возникают по принципу конвергенции.

ON THE FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF THE SYMMETRY OF ORGANISMS

M. GHILAROV

Entomological Laboratory Rubber Plants Institute Moscow

Summary

Each organism needs certain conditions of the environment and must resist the forces, which bring it out of beneficial for it position and location.

The most universal influence upon the organism is that of gravity.

Only among the minute microscopical suspended in water organisms, which are in the indifferent equilibrium, there are those with polyaxonal symmetry (Radiolaria, Heliozoa).

The differences between the upper and under sides in larger organisms in the cases of the fixed life-habits in immobile medium on the horizontal substrate leads to the formation of radial symmetry.

The changes in the acting of forces of medium in one of directions, perpendicular to the vertical axis, leads to the bilateral symmetry — modificationary (f. i., the form of trees in localities with the certain direction of wind) or hereditary fixed (f. i., the most part of actively removing animals). The inhabiting on the non-horizontal substrates also leads to the formation of bilateral structures of modificationary character in radially symmetrical forms (f. i., the stems of trees growing on the stony slopes). The radial organs of Pradites and such structures as the leaves of Dicotyledones are also of bilateral symmetry, but hereditary fixed.

The external symmetry is the adaptive peculiarity of organisms, the peculiarity ecologically determined and therefore the similar types of the symmetry emerge in different branchs of the organic life following to the principle of convergention.

---

[1] Разобранная функциональная обусловленность симметрии — необходимое следствие дифференциации частей организма.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НИМФ ПОДЕНОК, ЯВЛЯЮЩИХСЯ ПИЩЕЙ СТЕРЛЯДИ В БАССЕЙНЕ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

О. А. ЧЕРНОВА

База по изучению Севера им. С. М. Кирова Академии Наук СССР

В литературе по питанию рыб, в том числе по питанию стерляди, отсутствует какой бы то ни было анализ насекомых, найденных в кишечниках рыб, с точки зрения их биологических особенностей. Точная экологическая характеристика видов личинок насекомых в гидробиологической практике всегда затруднительна, вследствие обычной неточности определения. Таковы, например, результаты исследований современных личинок Tendipedidae, которые дают в громадном большинстве случаев лишь приближенные — родовые или групповые названия. Экологические характеристики рода или группы видов, конечно, всегда могут быть даны, но они страдают неопределенностью, не позволяющей точно судить об экологии данной личинки. В литературе имеются вполне точные указания на питание рыб поденками во время их массовых летов; то же самое указывается для ручейников. При ближайшем же рассмотрении эти литературные указания оказываются очень малоценными для выяснения биологии как самих рыб, так и насекомых. Массовые леты поденок наблюдаются лишь у очень небольшого количества видов, преимущественно у тех, нимфы которых ведут роющий образ жизни. Что же касается рыб, то точные указания видов обычно вовсе отсутствуют; это объясняется тем, что при массовых летах насекомых едят все рыбы, плавающие близ поверхности водоема.

Мною были получены для определения небольшие сборы нимф поденок из желудков стерлядей с р. Пингеши, притока Северной Двины; эти сборы были произведены Е. С. Кучиной. Материал, взятый из желудков всего 13 рыб, был очень разнообразным в видовом отношении. Всего найдено 14 форм, которые, за немногими исключениями, были определены до вида.

Полученные данные могут быть полезны для выяснения биологии стерляди — образа ее жизни и питания. В работах по изучению питания стерляди в других реках нимфы поденок или вовсе не были зарегистрированы в качестве пищи этой рыбы, или же были обнаружены единично. По моему же материалу нимфы поденок имеют довольно большой удельный вес в пище стерляди. Поденки несколько уступают в количестве только ручейникам и явно преобладают над веснянками (табл. 1). Имеем ли мы в данном случае иной характер питания стерляди в бассейне Северной Двины по сравнению с более южным бассейном Волги или же здесь дело в недостаточной изученности этого вопроса, можно будет решить лишь при дальнейших исследованиях.

В табл. 2 приведены результаты определений нимф поденок из желудков 13 стерлядей. Интересно, что в большинстве случаев в же-

Таблица 1

Отряды насекомых	Из желудка стерляди													Общее колич. личинок
	№ 2	№ 3	№ 6	№ 14	№ 17	№ 26	№ 29	№ 38	№ 40	№ 44	№ 46	№ 47	№ 49	
Ephemeroptera .	84	34	53	29	32	6	21	33	5	9	37	122	170	635
Plecoptera . . .	1	2	2	—	2	10	14	2	—	10	46	82	72	245
Trichoptera . . .	10	1	37	13	84	10	89	88	45	1	254	153	183	968

лудке одной рыбы встречается одновременно по нескольку видов нимф (например до 9 видов у стерляди № 17).

Привожу экологические данные по видам поденок.

1. Polymitarcys virgo Oliv. Нимфы ведут роющий образ жизни, делают ходы в глинистых берегах обычно больших равнинных рек, в местах с илистым или песчаным дном. Во время развития нимфы меняют стации, и молодые личинки встречаются на камнях [12]. Вид широко распространен по всей Европе; в СССР — бассейны Днепра, Волги и Дальний Восток. В фауне Европейского Севера не был известен и неожиданно встречен в нескольких желудках стерлядей. Этот вид характерен одновременным массовым вылетом имаго на протяжении многих километров по реке; в это время является обильной добычей рыб.

2. Ephemera vulgata L. Нимфы роют ходы в глинистом грунте рек и озер. Этот вид встречен только один раз в желудке стерляди. Широко распространенная европейская форма и самый обычный вид.

3. Ephemera lineata Eat. Нимфы этого вида еще не описаны; судя по характерным «роющим» ногам и большим выступам верхних челюстей, как и предыдущий вид, роет ходы. Известны по различным материалам с торфянисто-глинистых стаций водоемов в небольших реках равнинного ландшафта, редко в озерах. Палеарктический вид, доходящий до Японии. До сих пор севернее Ленинградской области не был известен. В желудке стерляди найдена только одна нимфа.

4. Oligoneuriella rhenana Imh. Нимфы O. rhenana Imh. были найдены в большом количестве у порогов и быстрин Днепра, встречаясь в меньшем количестве в спокойном течении реки, под камнями [12]. Бенинг (1927) указывает на их нахождение в Волге на корягах, корнях и ветках. В Северной Двине встречается часто на камнях и каменистом грунте с корягами, а также на развешенных для поимки рыбы «самоловах». Типичный обитатель порогов и мест с быстрым течением крупных рек Европы. Встречен во всех желудках стерлядей за исключением одного.

5. Heptagenia sulphurea Müll. Нимфы — типичные обитатели камней, реже встречаются на корягах и корнях береговых деревьев. Имеют уплощенное тело, сидят под камнями, изредка бегают по камням. Живут в водоемах различного типа, преобладают в больших равнинных реках, встречаются в порожистых. В озерах отмечаются только в прибойной зоне, отсутствуют в заиленных стациях и среди водной растительности. Широко распространенный во всей Европе обычный вид. В СССР имеется в Днепре [12] и Ю. Буге, в бассейне Волги [5, 6, 10], в Ленинградской области, Ладожском и Онежском озерах, Северной Двине, бассейне Печоры [14], в р. Бии и в ряде рек и речек западных Саян. Этот вид встречен во всех имевшихся у нас материалах из желудков стерлядей, причем в двух случаях имелось свыше 100 экземпляров. H. sulphurea Müll. была найдена нами ранее в двух желудках стерлядей из р. Сылвы (Пермский ун-т, сборы 1925 г.), в каждом по нескольку экземпляров.

6. Heptagenia coerulans Rost. Нимфы — типичные обитатели камней рек с быстрым течением. В Днепре встречаются почти исключительно на порогах и быстринах [12]. В бассейне Волги пока не найдены. В Северной Двине также отмечены в местах быстрин. Вид распространен в больших реках Западной Европы. Северная Двина является крайним северо-восточным пунктом местонахождения. Встречен только в одном желудке стерляди в количестве трех экземпляров.

7. Ametropus eafoni Br. По неопубликованным материалам из Северной Двины нимфы этого вида живут на чистом песчаном грунте, редко на песке с примесью камней или ила; преобладают на глубине в 8 м, встречаясь на глубине от 2 до 20 м. Эти нимфы, повидимому, принадлежат к встречающемуся только в СССР довольно редкому виду Ametropus eatoni Br., который известен из рр. Оби, Печоры [14] и Вычегды; все это большие реки равнинного типа. Нимфы этого вида встречены почти во всех желудках стерлядей, примерно в таком же количестве, как Oligoneuriella rhenana Imh.

8. Isonychia ignota Walk. Нимфы найдены были в Северной Двине на нескольких сборах с камней. Типичная реофильная форма, обитает в реках, в местах с быстрым течением, каменистым грунтом. В СССР этот вид известен мне еще только из Закавказья и из р. Оки [8]. Широко распространен в реках Западной Европы. Нимфы найдены в нескольких желудках стерлядей.

Таблица 2

Название вида	Дата исследования (1940 г)													Общее количество нимф	
	14.IX	16.IX	17.IX	18.IX	19.IX	26.IX	8.IX	25.IX	26.IX	27.IX	29.IX	29.IX	1.X		
	Количество нимф по отдельным желудкам стерлядей														
	№ 2 L. 516 мм Q. 630 г	№ 3 L. 693 мм Q. 1800 г	№ 6 L. 398 мм Q. 230 г	№ 14 L. 352 мм Q. 260 г	№ 17 L. 477 мм Q. 500 г	№ 26 L. 583 мм Q. 1150 г	№ 29 L. 596 мм Q. 1200 г	№ 38 L. 718 мм Q. 3300 г	№ 40 L. 743 мм Q. 2400 г	№ 44 L. 760 мм Q. 3200 г	№ 46 L. 712 мм Q. 2200 г	№ 47 L. 524 мм Q. 700 г	№ 49 L. 682 мм Q. 1750 г	по отдельным видам	по группам
Реофильные виды, живущие на камнях															
Heptagenia sulphurea Müll.	1	11	3	20	4	4	19	27	5	4	1)	105	153	375	444
Oligoneuriella rhenana Imh.	15	10	8	1	3	1	1	2	—	3	4	1	4	53	
Isonychia ignota Walk.	—	6	—	—	1	—	—	2	—	—	1	1	1	12	
Heptagenia coerulans Rost.	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	3	
Baëtis sp.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Глубинные виды, связанные с песчаным грунтом															
Ametropus eatoni Br.	13	—	14	1	3	—	—	2	—	1	5	1	2	42	83
Brachycercus sp.	7	—	7	5	13	—	—	—	—	—	3	2	4	41	
Евритопные виды															
Ordella macrura Steph.	—	—	4	—	2	—	1	—	—	—	5	8	3	23	26
Ordella horaria L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	
Procloëon ornatum Tshern.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Paraleptophlebia sp.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Роющие виды															
Polymitarcys virgo Oliv.	47	7	15	1	2	1	—	—	—	1	—	3	3	80	82
Ephemera vulgata L.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Ephemera lineata Eat.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Число нимф в каждом желудке	84	34	53	29	32	6	21	33	5	9	37	122	170		
Число видов в каждом желудке	6	4	8	6	9	3	3	4	1	4	6	8	7		

9. Procloeon ornatum Tshern. Нимфы этого вида известны из порожистых, горных и различной величины рек равнинного ландшафта, где они живут среди зарослей водяных растений [14]. Вид описан из Москвы-реки, известен еще в Ленинградской области, Северной Двине, Вычегде и в ряде рек бассейна Печоры. Найден только один экземпляр в желудке стерляди.

10. Baetis sp. Биология отдельных видов рода Baetis не изучена; также не различаются еще отдельные виды нимф, кроме всего лишь нескольких видов. Различные виды этого рода обычно встречаются в горных, быстро текущих реках, реже в реках равнинного ландшафта и озерах. В желудке стерляди встречена только одна нимфа.

11. Paraleptophlebia sp. Найденная в желудке стерляди одна нимфа рода Paraleptophlebia плохо сохранилась и точнее определить ее было невозможно. Большинство видов этого рода — обитатели медленно текущих мелких водоемов, речек и поемных болот.

12. Ordella macrura Steph. Нимфы живут на камнях и в песке, иногда в зарослях рек и на различных стациях озер; во всех водоемах преобладают на камнях, встречаясь как у берега, так и на большой глубине. Обычный для всей Европы вид. В СССР широко распространен: в большом количестве нимфы найдены в бассейне Волги [6, 8, 11], Днепра [12], в Ладожском и Онежском озерах [14], в Северной Двине; в Азии — в рр. Или и Сыр-Дарье. Вид найден в нескольких желудках стерлядей (по нескольку экземпляров).

13. Ordella horaria L. Нимфы встречаются в большом количестве в различных стациях; отличаются от O. macrura Steph. тем, что преобладают на заиленном грунте или в зарослях растений. Вид живет в различного типа водоемах за исключением быстро текущих. O. horaria L. широко распространен по всей Европе. Встречается в очень большом количестве (до 100 экз. в пробе) в Онежском и Ладожском озерах; почти все нимфы там были взяты с глинистого грунта с примесью камней или в зарослях растений (Nuphar, Phragmites, Potamogeton, Carex [14]). Встречен только один экземпляр в желудке стерляди.

14. Brachycercus sp. Нимфы этого рода встречаются в больших равнинных реках, но виды еще не различаются. В бассейне Печоры известен по взрослой фазе Br. harisellus Curt. [14], водящейся в небольшом количестве в Западной Европе. В Северной Двине мы имеем, повидимому, два вида, один из них вероятно принадлежит к Br. harisellus Curt.; сборы в Северной Двине произведены с песчаного грунта с глубины от 1 до 5 м.

После экологического освещения найденных видов поденок, можно более точно проанализировать полученные данные. На первом месте стоит группа видов, ведущих реофильный и литофильный образ жизни. Из этих пяти видов H. sulphurea Müll. далеко превосходит по своему обилию все остальные.

Следующую группу видов составляют формы, связанные, с одной стороны, с песчаными грунтами и, с другой, с большими глубинами. Из этих двух видов наиболее интересен Ametropus eatoni Br., найденный в 9 желудках.

Последней важной группой нимф являются роющие нимфы, практически один вид — Polymitarcys virgo Oliv.

Остальные четыре эвритопных вида найдены единично и несомненно случайны, кроме, может быть, Ordella macrura Steph.

Преобладание реофильных видов поденок в пище стерляди очень интересно; особенно это примечательно еще и потому, что в северной фауне поденок именно эти виды далеко не составляют большинства и вовсе не характерны своим обилием. Такова, например, Isonychia ignota Walk. Еще с бо́льшим правом это можно сказать по отношению к глубинному, песколюбивому виду — Ametropus eatoni Br., который до сих пор по обычным фаунистическим данным считался редким видом. Также на втором месте по частоте встречаемости стоят биологически иные нимфы Polymitarcys virgo Oliv.

Среди других видов этой группы Polymitarcys virgo Oliv. своеобразен тем, что неоднократно был обнаружен на камнях.

Проведенный экологический анализ поденок позволяет заключить, что большинство нимф, найденных в желудках стерлядей, живет на камнях, обычно на их нижней поверхности. Вместе с тем довольно часты виды, связанные с песчаными грунтами на большой глубине. Естественно предположить о приуроченности стерляди к этим грунтам.

Выводы

1. Нимфы поденок, наряду с личинками Trichoptera, Tendipedidae и Simuliidae, являются пищей стерляди в бассейне Северной Двины.

2. Анализ содержимого желудка 13 стерлядей позволил установить довольно большой удельный вес поденок в пище рыбы и большое видовое их разнообразие. Всего обнаружено 14 видов, причем в одном желудке найдено одновременно до 9 видов.

3. Экологический разбор найденных поденок показал явное преобладание реофильных форм с камней и форм, связанных с песчаным грунтом. Находки в желудках стерлядей роющих нимф Polymitarcys virgo Oliv. возможно объясняются миграциями этого вида во время развития.

4. Естественным является заключение о приуроченности стерляди во время питания к каменистым грунтам на быстром течении, а также и к глубоким песчаным грунтам.

5. Точные исследования насекомых из содержимого желудков рыб могут дать наиболее достоверные данные по биологии питания рыб.

Литература

1. Аристовская Г. В., К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб, Труды Татарского отделения ВНИОРХ, вып. 2, 1935.—2. Белогуров А. Я., К вопросу о распространении стерляди (Acipenser ruthenus L.) в северной части Каспийского моря. Ученые записки МГУ, вып. IX, Биология, 1936.—3. Он же, Питание осетровых рыб в Каспийском море, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 2, 1939.—4. Берг. Л. С., Фауна России и сопредельных стран. Рыбы, т. I, 1911.—5. Бенинг А. Л., К изучению придонной жизни реки Волги, Монографии Волжской биологической станции, № 1, 1924.—6. Он же. Материалы по гидрофауне реки Камы, Работы Волжской биологической станции, т. IX, № 4—5, 1929.—7. Муратова Р. Х. и Аристовская Г. В., Опыт нагула стерляди в поемных водоемах, Труды Татарского отделения ВНИОРХ, вып. 2, 1935. 8. Неизвестнова-Жадина Е. С., Личинки поденок р. Оки и ее бассейна по сборам Окской биологической станции, Работы Окской биологической станции, т. VI, 1931.—9. Schoenemund E., Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. Tierwelt Deutschlands, 19, 1930.—10. Чернова О. А., Материалы к познанию поденок бассейна р. Оки, Работы Окской биологической станции, т. V. вып. 2—3, 1928.—11. Она же, Поденки (Ephemeroptera) Московской области, Труды Зоологического института Ак. Наук СССР, т. III, 4, 1936.—12. Она же, Поденки Дніпра, Труді гідробіологічної станції Ак. Наук УРСР, № 15, 1937.—13. Она же, Поденки (Ephemeroptera), Жизнь пресных вод СССР. т. I, 1940.—14. Она же, Фауна поденок Европейского Севера СССР, Зоологический журнал, 1941.—15. Она же, Поденки Северной Двины. (Рукопись).

THE BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE NYMPHS OF EPHEMEROPTERA ON WHICH STERLETS OF THE DVINA FEED

By O. TSHERNOVA

The S. M. Kirov Branch for Investigation of the North of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

1. Along with the larvae of Trichoptera, Tendipedidae and Simuliidae the nymphs of Ephemeroptera are consumed by Sterlets of Dvina.

2. The analysis of the gastric contents of 13 Sterlets showed the fairly high significance of the Ephemeroptera as food of the fish. The number of species found is great amounting to 14 of them 9 being found at once in one stomach.

3. Ecological analysis of the above Ephemeroptera shows obvious prevalence of reophile forms from rocks and of forms inhabiting sandy ground. The finding in the stomach of Sterlets of burrowing nymphs Polymitarcys virgo Oliv. is presumably to be accounted for by migration of this species during development.

4. It is natural to conclude that during nutrition Sterlets adhere to rocky bottom with rapid streaming as well to deep sandy bottom.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

ЛИЧИНКИ СЕМ. CHIRONOMIDAE РАВНИННОГО ТЕЧЕНИЯ Р. СЫР-ДАРЬЯ

А. С. КОНСТАНТИНОВ

Аральская рыбохозяйственная станция

В связи с большим ирригационным строительством, ведущимся на Сыр-Дарье, Аральская рыбохозяйственная станция организовала экспедицию для рыбохозяйственного и гидробиологического обследования реки на участке от поселка Чиназ при впадении в Сыр-Дарью р. Чирчик (40°55′ с. ш., 38°20′ в. д.) до устья. Общая протяженность обследованного участка — около 1800 км; время обследования — 4.V.1940—13.VIII.1940.

Вместе с руслом Сыр-Дарьи обследовались и некоторые ее пойменные водоемы, а именно: Калган-Сыр, Арба-Калды, Карша-Куль, Кок-Куль, Байраш-Куль, Боз-Куль, Молдыбай-Куль, Джасл-Куль, Кол-Мурза, Джанжал-Куль, Кара-Унгур, Кара-Рым, Ак-Тюе, Джуван, Лакалы, Джаман-Куль. Всего обследовано 16 озер, в которых взяты 72 количественные дночерпательные пробы.

Как в реке, так и в озерах количественные пробы бентоса брались дночерпателем Петерсена с площадью захвата $^1/_{40}$ м^2. Промывка производилась в ситах с ячеей 0,3—0,5 мм. Качественные пробы брались скребком, сачками, обмывались листья растений; количественные пробы несомых организмов брались сетью Киналева.

Подробное изложение материалов, собранных экспедицией (в том числе и постанционные списки хирономид), наряду с описанием методики дано в работе А. М. Волк, Г. В. Никольского и В. Ф. Фенюк [1]. В этой работе приведены и все данные по гидрологии Сыр-Дарьи. Здесь же будут даны только те сведения, без которых пострадала бы ясность изложения.

Сыр-Дарья, крупнейшая река Средней Азии, до сего времени оставалась гидробиологически почти неизученной. Что касается хирономид, то в литературе сведений о них почти нет. У некоторых авторов встречаются упоминания о них, но дальше семейства определений не дано.

Между тем материалы экспедиции показали, что в бентосе пойменных водоемов Сыр-Дарьи личинки семейства Chironomidae играют ведущую роль, составляя 84% по весу и 66% по числу экземпляров. В русле реки их процент понижается: 21% по весу, 54% по числу экземпляров.

Из 96 проб, взятых в русле реки, хирономиды встречены в 44 пробах. Таким образом, их встречаемость составляет 46%. В озерах встречаемость выше — 77% (из 72 проб встречены в 55). Всего в реке и ее водоемах обнаружено 30 форм:

I. Chironominae

1. Chironominae № 1 Pankr.
2. Chironominae № 2 Pankr.

3. Chironomus группы Plumosus
4. Chironomus группы Salinarius
5. Cladopelma
6. Paracladopelma
7. Parachironomus
8. Cryptochironomus
9. Microchironomus laccoph.
10. Harnischia
11. G? Larva Kruglovicola Lip.
12. Polypedilum
13. Pentapedilum
14. Allochironomus
15. Sergentia
16. Glyptotendipes группы Gripecoveni
17. Endochironomus группы Nymphoides
18. Cryptochironominae g. n.
19. Lauterbornia
20. Atanytarsus
21. Eutanytarsus группы Inermipes
22. Paratanytarsus

II. Pelopiinae (Tanypodinae)

23. Ablabesmyia группы Monilis (Macropelopia группы Monilis)
24. Pelopia bifurcatus
25. Procladius (Tanypus)

III. Orthocladiinae

26. Cricotopus
27. Psectrocladius psilopterus
28. Syndiamesa Lepnovii
29. Dactylocladius группы Nudipenis
30. Orthocladiinae g. n.

Распределение личинок Chironomidae в русле р. Сыр-Дарья

Всего в бентосе русла реки обнаружено 12 форм:

I. Chironominae

1. Chironominae № 1 Pankr.
2. Chironominae № 2 Pankr.
3. Polypedilum
4. Pentapedilum
5. Cryptochironomus
6. Stictochironomus
7. Microchironomus
8. Glyptotendipes
9. Sergentia
10. Lauterbornia

II. Tanypodinae

11. Pelopia (Protentes bifurcatus)
12. Procladius (Tanypus)

В количественном отношении наибольшее значение имеют Chironominae № 1 Pankr., обнаруженные в 28 пробах. По всем данным она является типичным реобионтом. На втором месте стоит Polypedilum, встреченный в 6 пробах. Из остальных форм ни одна не была встречена более трех раз.

На обследованном нами участке Сыр-Дарья обладает весьма быстрым течением, и берега, сложенные мягкими породами, подвергаются энергичной боковой эрозии. Вследствие содержания огромного количества взвешенных частиц вода имеет шоколадный цвет. Ничтожная прозрачность и быстрое течение крайне неблагоприятны для существования планктона. Почти на всем протяжении обследованного нами участка в русле он вообще отсутствовал.

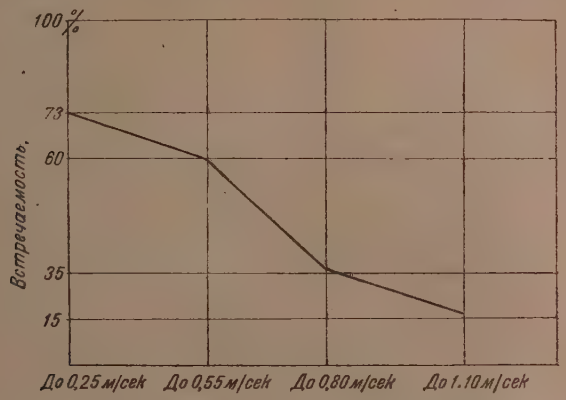


Рис. 1. Снижение встречаемости Chironomidae с возрастанием скорости течения (течение измерялось на поверхности)

Решающим фактором в распределении личинок Chironomidae является скорость течения. Как видно из рис. 1, встречаемость Chironomidae уменьшается с возрастанием скорости течения.

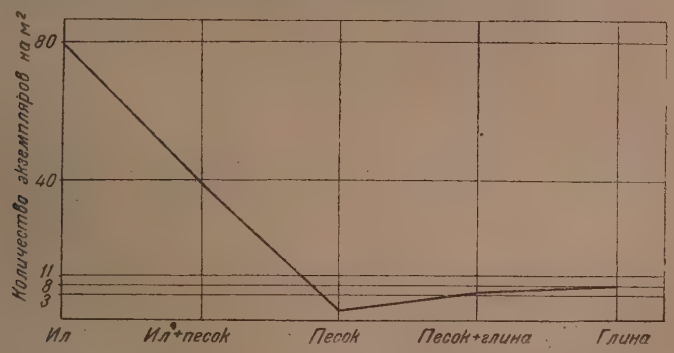


Рис. 2. Количественное распределение Chironomidae по грунтам

При замедленном течении происходит осаждение взвешенных в воде частиц. Соответственно этому грунт в таких местах представляет собой речной ил, лежащий на песке или глине. С повышением скорости течения намыв прекращается, начинается смыв, и грунты представляют собой или хорошо промытый крупный песок, или плотную глину.

Как видно из рис. 2, песок и глина населены чрезвычайно слабо.

С возрастанием скорости течения увеличивается встречаемость песка и глины, и, следовательно, падает встречаемость хирономид. Короче — с возрастанием течения встречаемость хирономид снижается; фауна хирономид прижимается к берегам, где течение падает, и чрезвычайно обедняется как количественно, так и качественно с продвижением к стержню (рис. 3).

Подобная закономерность в распределении хирономид свойственна и другим рекам Средней Азии, особенно Аму-Дарье.

Что касается количественного изменения фауны Chironomidae с продвижением к устью Сыр-Дарьи, то намечается некоторое возрастание количественных показателей с движением вниз. Правда, несинхронность наблюдений при наличии резких сезонных колебаний у Chironomidae заставляет нас быть осторожными в выводах. Однако весьма возможно, что повышение количественных показателей действительно имеет место и связано с некоторым замедлением течения, которое наблюдается у Сыр-Дарьи по мере приближения ее к морю. Это тем более вероятно, что и в других реках Средней Азии (Аму-Дарья, Или, Чу) обнаруживается подобная же картина.

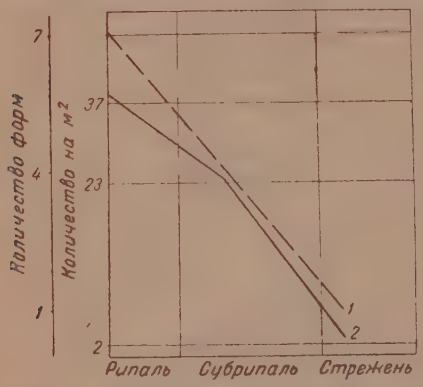


Рис. 3. Количественное и качественное обеднение фауны Chironomidae с продвижением к середине реки. *1* — количество встреченных форм, *2* — количество экземпляров на 1 м²

Качественный состав фауны Chironomidae примечателен. Около 70% встреченных в русле реки форм оказались хищниками и только 30% — нехищниками. В этом отношении Сыр-Дарья опять-таки напоминает другие реки Средней Азии, особенно Аму-Дарью.

Можно думать, что, с одной стороны, это объясняется отсутствием планктона, которым в том или ином виде питается большинство нехищников. Кроме этого, известную роль может играть и неустойчивость прибрежных грунтов. Под влиянием энергичной боковой эрозии буквально на глазах меняются очертания берегов. Это ведет к тому, что затишные места часто оказываются на сильной струе и, наоборот, места с сильным течением могут становиться затишными. Соответственно меняются и грунты. Затишные участки, оказавшись на струе, лишаются иловых отложений, а участки с сильным течением, став затишными, тотчас покрываются оседающим илом. Такая неустойчивость грунтов безусловно должна оказывать отрицательное влияние на существование малоподвижных нехищников, живущих в чехликах. Для хищников же, сильных и подвижных, это не может иметь такого большого значения.

С продвижением к устью роль хищников возрастает и, начиная с Кзыл-Орды, нехищных форм больше не встречается.

По видовому составу Chironomidae река ясно распадается на два участка. Первый — от устья р. Чирчик и примерно до Кзыл-Орды. Здесь было встречено 11 форм (из 12 форм, найденных в реке, отсутствовала только одна — Pentapedilum). На протяжении второго участка — от Кзыл-Орды до устья — были встречены четыре формы: Chironominae № 1 Pankr., Chironominae № 2 Pankr., Polypedilum, Pentapedilum. Chironominae верхнего участка довольно разнообразны и в подавляющем большинстве (9 из 11) известны для рек Европы. Две из форм, встреченных в нижнем участке, эндемичны для Средней Азии и две формы являются широко расселенными.

Любопытно, что в Аму-Дарье на протяжении последних 800 км встречены три формы: Chironominae № 1 Pankr., Chironominae № 2 Pankr. и Polypedilum. Таким образом, обе крупнейшие реки Средней Азии в своих нижних участках имеют почти одинаковый состав Chironomidae.

Оканчивая обзор Chironomidae русла реки, надо несколько слов сказать о несомых хирономидах, плывущих вместе с растительными остатками (главным образом тростника). Эти растительные остатки (плавник) почти сплошной полосой, иногда во много метров ширины, тянутся вблизи берегов. Среди них было найдено 5 форм: Procladius, Pelopia, Polypedilum, Chironominae № 2 Pankr., Eutanytarsus группы Inermipes.

Количество хирономид среди плавника невелико: 1—2 экземпляра на 1 м².

Помимо хирономид, плывущих вместе с растительными остатками, учитывались хирономиды, несомые в толще воды. Однако работа в этом направлении проделана недостаточная, методика весьма несовершенна, так что о точном количественном учете говорить не приходится. В общем можно сказать, что количество несомых хирономид, несмотря на большую скорость течения, крайне ничтожно, что, видимо, связано с бедностью самого бентоса. Среди выловленных Chironomidae встречалась Chironominae № 1 и, значительно реже, Chironominae № 2 Pankr.

Распределение личинок Chironomidae в пойменных озерах р. Сыр-Дарья

В озерах встречены все 30 форм, приведенные выше.

Почти все обследованные озера являются старицами и только некоторые (например Кол-Мурза) образуются при заливании полыми водами углублений центральной поймы. В момент обследования большинство водоемов имело ту или иную связь с рекой, часто являясь отстойниками.

Мутная речная вода, втекая в озеро и теряя скорость, быстро осветляется. Тонкие продукты разрушения, взвешенные в ней, быстро оседают, образуя на дне отложения речного ила. Отложения эти, значительные в месте впадения речных вод, постепенно истончаются и сходят на-нет с удалением от устья протока, соединяющего Сыр-Дарью с озером.

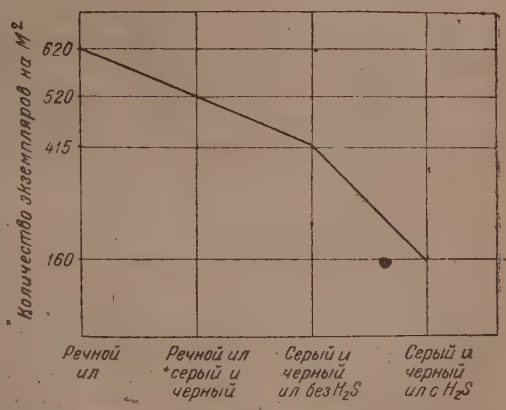


Рис. 4. Распределение Chironomidae по грунтам, расположенным в порядке убывающего влияния речных вод (в схеме)

Вне сферы влияние речных вод грунты представлены серыми и черными илами, часто с запахом H_2S; изредка встречаются песчаные грунты и участки недавно залитого берега.

Влияние речных вод на фауну хирономид озер безусловно благоприятное. Об этом говорит рис. 4, в котором расположение грунтов дано в порядке убывания влияния речных вод (в схеме).

Количество хирономид снижается с переходом от речных илов к серым и черным. Другими словами, снижение количества хирономид идет параллельно снижению влияния речных вод. Причины этого вероятно кроются в неблагоприятном газовом режиме серых и черных илов (H_2S).

Влияние речных вод накладывает отпечаток и на качественный состав хирономид. Как и в реке, процент хищников в озерах очень велик. Так, на речном илу они составляют 94% по числу экземпляров и 80% по видовому составу. С переходом к серым и черным грунтам роль хищников снижается, другими словами, возрастающему влиянию речных вод соответствует возрастание роли хищников. Этот факт объясняется слабым развитием планктона в зонах влияния речной воды, вследствие чего нехищные планктоноядные формы оказываются в негодных условиях питания. Детритоядные нехищники, живущие в чехликах, также оказываются в неблагоприятных условиях, так как подвергаются засыпанию речным илом. В итоге речные илы могут заселяться только подвижными хищниками и детритоядными свободно живущими нехищниками. Возможно, к последним относится Chironomus группы Salinarius, который явно предпочитает речные илы или, выражаясь точнее, явно избегает серых и черных илов. Chironomus группы Plumosus, живущий в чехликах, ни разу не встречен на речных наносах и, будучи менее требователен к кислороду, держится на серых и черных илах. Из других форм ни разу не встречены на речных наносах Atanytarsus и Eutanytarsus (нехищные). Исключительно на речных наносах встречаются два хищника: Harnischia и Stictochironomus, а также две речные формы Chironominae № 1 и Chironominae № 2.

Среди хирономид ведущими формами в бентосе озер являются Pelopia (встречена в 26 пробах) и Procladius (встречен в 28 пробах). Около 35% всех встреченных экземпляров Chironomidae принадлежали к Pelopia и около 20% — к Procladius.

Кроме Pelopia и Procladius, часто встречались: Harnischia (17 раз), Polypedilum (15 раз), Cryptochironomus (12 раз), Chironomus группы Salinarius (11 раз), Atanytarsus (9 раз), Pentapedilum (7 раз), Glyptotendipes группы Gripecoveni (7 раз), Microchironomus (6 раз), Eutanytarsus (6 раз), Chironomus группы Plumosus (4 раза), Paracladopelma (4 раза), Parachironomus (3 раза), Psectrocladius (2 раза), Ablabesmya группы Monilis (2 раза), Stictochironomus (2 раза), Endochironomus группы Nymphoides (2 раза). 12 форм встречены по одному разу.

Выводы

1. В бентосе русла р. Сыр-Дарья на долю Chironomidae приходится 21% (по весу).

2. Распределение хирономид в русле реки тесно связано с грунтами (рис. 2), а так как характер последних определяется скоростью течения, то, в конечном счете, решающим фактором в распределении хирономид является скорость течения (рис. 1).

3. С повышением скорости течения фауна Chironomidae обедняется как количественно, так и качественно; сравнительно богатая и разнообразная у берегов, она слабее представлена вдали от них и почти отсутствует на стрежне (рис. 3).

4. С продвижением вниз по течению хирономиды встречаются чаще и в несколько большем количестве.

5. Среди хирономид Сыр-Дарьи нехищные формы составляют в видовом отношении только 30%, что объясняется неблагоприятными условиями существования (отсутствие планктона, лабильность грунтов).

6. Все перечисленные закономерности в распределении хирономид, а также их своеобразный качественный состав присущи и другим рекам Средней Азии (Аму-Дарья, Или, Чу).

7. В бентосе пойменных водоемов Сыр-Дарьи на долю хирономид приходится 84% (по весу).

8. Почти во все озера в момент обследования поступала речная вода. Ее освежающее влияние (высокое насыщение кислородом) без-

условно благоприятно для существования хирономид (рис. 4).

9. Поступление мутной речной воды обусловливает малую прозрачность озерной. Вытекающее отсюда слабое развитие планктона определяет собой очень высокий процент хищников.

Литература

1. Волк А. М., Никольский Г. В. и Фенюк В. Ф., Материалы по гидрофауне Сыр-Дарьи в связи с ирригационным строительством. (Рукопись). — 2. Грандилевская-Дексбах М. К., К биологии донных Chironomidae Переяславского озера, Труды Лимнолог. ст. в Косине, 1931.—3. Киналев Н. М., Гидробиологический очерк равнинного течения р. Или и некоторых водоемов ее поймы. (Рукопись). — 4. Липина Н., Личинки хирономид из бассейна р. Оки, Раб. Окск. биолог.ст., IV, 1926.—5. Липина Н., Личинки и куколки хирономид, М., 1928.— 6. Микулин А., Материалы к фауне Chironomidae озера Балхащ, Исслед. озера СССР, вып. 4, 1933.—7. Неизвестнова-Жадина, Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения, Изв. Ак. Наук СССР, 1937.—8. Никольский Г., Панкратова В., Ягудина С., Материалы по рыбному хозяйству среднего и нижнего течения Аму-Дарьи, Труды Аральск. рыбхоз. ст., т. I, 1933.—9. Овчинников И. Ф., Гидрологический и гидробиологический обзор главнейших водоемов долины р. Чу, Труды Киргизск. комплексн. экспедиции, III, вып. I, 1936.—10. Панкратова В. Я., О личинках хирономид р. Аму-Дарьи, Труды Аральск. научн. ст., т. I, 1933.

CHIRONOMIDAE LARVAE FROM THE PLAIN PORTION OF THE SYR-DARIA RIVER

A. KONSTANTINOV

The Aral Fishery Station

Summary

A hydrobiological investigation of the Syr-Daria river was carried out by the Aral Fishery Station in year 1940 (May, 4 until August, 13) from the discharge of the Chirchik river and down to its mouth. Within a section about 1800 km in length, 96 samples were taken with the aid of a bottom-scoop. 72 samples were taken moreover from the flood-plain lakes of the Syr-Daria river.

12 forms of Chironomidae were discovered among the benthos of the river-channel and 30 among that of the lakes.

The conclusions of a study are as follows:

1. The share of Chironomidae among the benthos of the Syr-Daria river amounts to 21 per cent by weight.

2. The distribution of Chironomidae along the river-channel is closely dependent on the grounds (Fig. 2). The nature of latter being determined by the speed of the flow, it appears ultimately to be the decisive factor in the distribution of Chironomidae (Fig. 1).

3. Parallel to the rate of the current the Chironomidae-fauna changes both quantitatively and qualitatively: rather abundant and variagated along the bank, it gradually becomes poorer and nearly vanishes in the middle of the river (Fig. 3).

4. Moving down-stream, the Chironomidae become more frequent and occur in somewhat larger quantities.

5. Non-predatory species make up no more than 30 per cent of the Chironomidae species of the Syr-Daria river; this is accounted for by unfavourable conditions, such as the absence of plankton, labile grounds etc.

6. Among the benthos of the flood-plains of the Syr-Daria river the Chironomides make up 84 per cent (by weight).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ БИОЛОГИЧЕСКОГО МЕХАНИЗМА РЕГУЛЯЦИИ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

И. Х. МАКСУДОВ

Зоологическая лаборатория Бухарского госпединститута

Введение

Общепринятым является утверждение, что плодовитость животных есть приспособительный признак, предотвращающий гибель вида в борьбе за существование, и величину ее обычно связывают с интенсивностью борьбы. Всякое приспособление, уменьшающее гибель потомства, особенно во время ранних стадий онтогенеза, с неизбежностью приводит к уменьшению количества эмбрионов.

Фактов, иллюстрирующих взгляд на плодовитость как на приспособительный признак, выработавшийся в процессе естественного отбора, можно привести множество, начиная с Дарвина, Уоллеса [24] и кончая любым руководством по дарвинизму. Но когда дело касается плодовитости различных особей одного и того же вида, то в громадном большинстве случаев величину плодовитости связывают с физиологическими факторами и совершенно не обращают внимания на закономерности, играющие, как нам кажется, немалую роль в борьбе за существование.

Одной из таких закономерностей, имеющей чрезвычайно широкое распространение у некоторых групп животных, является увеличение числа яиц у отдельных особей при увеличении размеров тела. Среди позвоночных подобная закономерность наблюдается у многих, если не у всех, рыб и у некоторых амфибий (по крайней мере у лягушек).

В настоящей работе мы хотим сделать попытку частично разобрать вопрос о закономерном изменении плодовитости рыб и понять его значение.

Размеры тела рыб и количество яиц

Разберем здесь некоторые конкретные данные, иллюстрирующие связь между величиной животного и количеством яиц.

В качестве основного материала воспользуемся гамбузией, зависимость плодовитости которой от размеров тела разобрана нами в специальной работе [15]. Остальной материал здесь будет привлечен лишь как дополнительный, для доказательства распространенности разбираемого явления. Табл. 1 показывает связь между величиной тела и количеством яиц.

Таблица 1

Плодовитость гамбузии различных размеров

Группа по весу в сг	51—70	71—90	91—110	111—130	131—150	151 170	171—190	191—210
Среднее количество яиц . .	55	59	89	108	111	133	148	170
Плодовитость на 1 г веса . .	88	74	88	82	80	82	82	86

Отметим в табл. 1 два момента, характерные, как позволяют судить о том литературные данные, для всех рыб,— это: 1) прямолинейная связь между весом и количеством яиц и 2) постоянство количества яиц на единицу веса.

Цифровой материал, подобный приведенному, но относящийся к другим рыбам, можно найти почти в любой работе, где упоминается о плодовитости рыб. Укажем в качестве примера на работы Кучина [13] для окуня, Соколова [21] для сазана, Сыроватской [23] для сельди, тарани и осетра, Морозовой [18] для османа, Федоровой [26] для чебака и т. д. Совершенно такая же закономерность наблюдается по нашим исследованиям у лягушки (Rana ridibunda), у прудовика (Lymnaeus sp.). Аналогичного типа связь отмечает также Г. Шмидт [30] у пиявок Protoclepsis.

Мы видим, что зависимость плодовитости животного от его размеров оказывается явлением весьма широко распространенным.

Рассмотрение этой связи будет неполным, если мы к приведенным данным не добавим нескольких цифр, касающихся весовых отношений. Так, оказывается, что общий вес яиц по отношению к весу тела является в пределах одного вида в среднем величиной постоянной для рыб всех размеров. В своей работе о гамбузии [15] мы уже отмечали этот факт. Здесь приведем цифровые данные, касающиеся гамбузии и других рыб, по данным вышеупомянутых авторов (табл. 2).

Таблица 2

Вес яиц в процентах к весу тела

Название	Средний вес яиц в % к весу тела
Gambusia affinis	30
Perca fluviatilis	20
Cyprinus carpio	20
Acipenser güldenstaedti	15
Caspialosa pontica	10
Rutilus rutilus haeckeli	14

Этот факт мы считаем крайне важным, так как он указывает, что на образование яиц рыба отдает определенную и постоянную часть живой массы своего тела в виде накопленных питательных веществ. Если же последних окажется мало, то соответственно снижается и количество яиц. Среди рыб всех групп встречаются особи с небольшим количеством яиц (табл. 3). Факт этот можно истолковать в том смысле, что отдельные особи с худшим питанием не могут образовать нормального числа яиц.

Таблица 3

Колебания количества яиц у гамбузии

Размеры рыб в мм	Количество экземпляров	Среднее количество яиц	lim.
29—32	81	43	15—90
33—36	142	56	26—109
37—40	99	89	15—150

Приведенные выше цифровые данные с несомненностью доказывают тесную связь между весом и плодовитостью у различных рыб. Совершенно то же показывают и наши исследования над гамбузией. Все это интересно для нас в том смысле, что позволяет, без большого риска,

закономерности, найденные в экспериментах с гамбузией, распространить также и на другие виды рыб.

Многие авторы связывают величину плодовитости не с весом, а с линейными размерами рыб, но размножение, как процесс физиологический, менее всего связано с линейными размерами.

Значение плодовитости отдельных особей для популяции

Выше были приведены данные, указывающие на повышение плодовитости рыб с увеличением их веса. Попытаемся выяснить значение этого явления для популяции.

Несомненно, видовая норма плодовитости животного является признаком приспособительным, способствующим сохранению вида в борьбе за существование. Раз так, то можно предположить, что рыбы больших размеров весьма вероятно являются или более старшими или лучше питавшимися, т. е., иными словами, уже одержавшими в силу тех или иных причин победу в борьбе за существование. Обладая большей плодовитостью, они имеют и больше шансов передать свои особенности следующим поколениям. Аналогичное мнение высказывает также и Г. А. Шмидт [30]. Однако рассмотрение этого явления в разрезе жизни всей популяции приводит к несколько иным выводам.

Для того, чтобы на составе популяции сказалось влияние более плодовитых самок, необходимы определенные условия; важнейшими являются избирательная элиминация потомства и одинаковый удельный вес в популяции самок различной плодовитости.

Разберем сначала второе условие. Исследования различных авторов, в том числе и наши по гамбузии [15], показывают, что распределение плодущих самок по размерам и количеству яиц в популяции следует обычной вариационной кривой.

Простой расчет показывает, что если в популяции имеются особи всех степеней плодовитости, если среди потомков крупных и мелких рыб опять встретятся особи всех размеров и степеней плодовитости и, наконец, если элиминация мальков будет одинакова для всех классов вариационного ряда, то при некотором постоянстве внешних условий в популяции установится равновесие, и бóльшая плодовитость крупных рыб исходного поколения не окажет никакого влияния на состав популяции. Единственно, что при этом следует отметить, что в следующих поколениях наибольший удельный вес будут иметь потомки модальных классов. Несомненно, что это явление имеет место и в природе. (В нижеприведенной таблице цифры, относящиеся к потомкам модальных классов, заключены в скобки.) Сказанное иллюстрируем некоторыми цифрами. Возьмем какую-либо популяцию рыб, например популяцию «115» из нашей работы [15], и, приняв элиминацию потомства за 99%, получим в результате вычислений, произведенных простейшими математическими приемами, следующую таблицу (табл. 4).

Таблица 4

Длина рыб в мм . .	30	32	34	36	38	40	42	44	46
Плодовитость	45	50	56	83	88	101	126	143	165
P_1 в промиллях . . .	18	70	97	223	279	131	104	66	18
F_1 » » . . .	9	38	59	206 (102)	270 (135)	144	144	98	32
F_2 » » . . .	9	40	59	203 (97)	273 (128)	146	142	96	32
F_3 » » . . .	9	40	56	202 (85)	276 (113)	144	144	97	32

Средняя длина рыбок $P_1 = 37{,}8$; $F_1 = 38{,}7$; $F_2 = 38{,}7$; $F_3 = 38{,}7$.

Отсюда делается вывод о решающей роли в воспроизведении популяции особей средних и модальных размеров и плодовитости.

Что касается вопроса об избирательной элиминации, то нет никаких указаний на то, что потомки более крупных и плодовитых самок являются, как правило, более выносливыми и приспособленными к перенесению всяческих невзгод. Наоборот, целый ряд наших наблюдений и экспериментов показывает, что только рождение от более крупной матери не дает малькам никаких преимуществ в смысле живучести. Приведем, как типичный, один протокол наблюдений над естественной гибелью мальков гамбузии, оставленных без корма (табл. 5).

Таблица 5

Ход гибели мальков гамбузии

Дни от рождения	Гибель мальков в % при весе матери:		
	47 сг	70 сг	132 сг
1	—	—	—
2	—	—	—
3	—	—	—
4	—	5,4	—
5	—	8,1	—
6	—	18,9	—
7	5,9	29,7	13,6
8	34,3	40,5	32,0
9	75,5	62,1	59,2
10	96,1	72,9	63,7
11	—	86,4	—
12	—	92,5	72,8
13	100,0	100,0	86,4
14	—	—	100,0

Физиологические данные

Как известно, созревание яйцеклеток сопровождается накоплением в них громадного запаса питательных веществ. Для этого процесса организму требуется определенное количество энергии сверх той, которая идет на покрытие нормальной жизнедеятельности тела. Так как нет никаких данных, показывающих, что рыба в период созревания зародышевых клеток питается особенно усиленно (иногда, как лососи, совсем не питается), то надо полагать, что на образование зародышевых клеток идет главным образом та энергия, которая была накоплена организмом в период роста и развития. При образовании зародышевых клеток происходит переход энергии из одной части организма в другую.

Для выполнения той или иной работы организм получает энергию благодаря процессам обмена. При повышении окислительных процессов, естественно, понижается количество тех веществ, энергия которых шла бы на образование зародышевых клеток, и наоборот. Если это так, то внешне все сложные внутренние процессы созревания зародышевых клеток должны проявиться в виде понижения обмена. И действительно, по сообщению Н. С. Строганова [22] [1] у рыб (окунь, стерлядь) наблюдалось уменьшение потребления O_2 в период последних стадий созревания половых продуктов. Совершенно так же с точки зрения уменьшения интенсивности обмена надо понимать и цитолиз клеток в тканях и понижение скорости роста рыб при образовании зрелых половых клеток.

Наши эксперименты с гамбузией [17] также указывают на тесную связь между созреванием половых клеток и обменом. У гамбузии во время созревания половых продуктов потребление O_2 падало на 32,9%. Приведем данные, полученные в результате этих опытов (табл. 6).

Эти данные позволяют сделать следующее заключение. Резкое падение потребления O_2 после родов указывает на понижение окисления питательных веществ. Поскольку, как показали специальные наблюдения, во время пониженного потребления O_2 происходит процесс накопления желтка в яйцах, то это можно толковать только в том смысле, что в этот период происходит перераспределение запасов питательных

[1] Пользуясь случаем, приношу Н. С. Строганову свою искреннюю благодарность за любезное предоставление мне рукописи и за советы.

Таблица 6

Потребление O_2 в мг на 1 г веса в течение 1 часа до и после родов у гамбузии

	Количество наблюдений	Потребление O_2
Дородовой период	31	0,556
Послеродовой период	70	0,373

веществ, которые в основном идут на рост яиц. Энергетические процессы, связанные с другими нуждами тела, должны резко снизиться в своей интенсивности, что и проявляется в падении потребления кислорода. Величина этого падения, как показывают наши предварительные исследования, связана с количеством развиваемых рыбой яиц.

С другой стороны, если у рыб плодовитость связана размерами и процессы созревания яиц всегда сопровождаются изменениями в количестве потребляемого кислорода, то между размерами (весом) рыбы и потреблением кислорода должна быть определенная и закономерная связь. Эта связь должна обеспечивать накопление организмом энергетических запасов, могущих пойти на воспроизводство яйцевых клеток. Потребление кислорода на единицу веса рыбы должно понижаться по мере увеличения размеров или же рост потребления кислорода должен замедляться сравнительно с ростом самой рыбы.

Вопросы энергетики размножения рыб исследованы еще недостаточно и имеющиеся исследования дают для нас мало материала. Работы Кнауте (Winterstein [3]) с карпами, работы Кейса (Keys [12]), Уэллса (Wells [25]), Смиса (Smith [20], хотя и проделаны не на массовом материале, все же указывают на понижение относительной величины обмена с увеличением веса.

По гамбузии литературных данных найти не удалось. Поэтому нами была исследована связь между размерами рыбы и поглощением кислорода, а также и выделением азота [16]. Данные, полученные при этих, а также при других аналогичных экспериментах, сведены в табл. 7.

Таблица 7

Потребление O_2 гамбузиями разного веса

Вес в сг	30	50	70	90	110	130	150	170	190
Число особей	23	24	26	7	23	6	—	2	2
O_2 в мг в час	0,259	0,367	0,461	0,504	0,567	0,561	—	0,697	0,741
O_2 на 1 г веса . . .	0,863	0,734	0,659	0,560	0,515	0,432	—	0,410	0,370

Анализ этих данных показывает, во-первых, что потребление кислорода на единицу веса закономерно падает и, во-вторых, что увеличение поглощения кислорода не пропорционально весу, а несколько медленнее, именно — приблизительно пропорционально корню кубическому из квадрата веса, т. е. пропорционально поверхности тела. Последнее иллюстрируется табл. 8.

Потребление O_2 поверхностью тела по Хесслину (v. Hoesslin) пропорционально количеству энергии, потребному телу для перемещения в пространстве, или, говоря иначе, количество внешней работы пропорционально поверхности тела. Энергия же, потребная на производство

Таблица 8

Потребление O_2 в связи с поверхностью тела

Вес (g) в cr	30	50	70	90	110	130	150	170	190
g 2/3	9,6	13,5	17,0	20,0	22,9	25,6	28,2	30,7	32,8
O_2 в мг	0,259	0,367	0,461	0,504	0,567	0,561	—	0,697	0,741
$\frac{O_2}{g\ 2/3}$	0,027	0,027	0,027	0,025	0,025	0,022	—	0,023	0,022

внешней работы, получается через окисление питательных веществ кислородом. Следовательно, раз потребление кислорода в своем росте отстает от увеличения массы тела, то это означает, что относительное количество внешней работы уменьшается с увеличением размеров рыбы. Значит, в теле рыбы с ростом происходит накопление энергетических запасов. То же самое показывают исследования Ивлева [9] над карпом. Таким образом, можно заключить, что рыба потребляет энергию на внешнюю работу и на работу для поддержания своей жизнедеятельности не пропорционально возрастанию массы тела, а значительно меньше, и поэтому может отдавать на образование зародышевых клеток все больше и больше энергии[1]. Нам кажется, что именно этим и объясняется факт пропорциональности количества яиц весу рыбы.

Конечно, все эти исследования пока еще не вскрывают с нужной полнотой энергетики размножения, но тем не менее они ясно дают понять о наличии связи между величиной обмена и количеством яйцевых клеток.

Выносливость и изменчивость в связи с возрастом

Рассмотрим другой ряд явлений, связанный с возрастом (по отношению к рыбам это часто связано и с размерами) животного, а именно — со способностью организма переносить ухудшение условий существования. Кроме того, рассмотрим также некоторые данные по возрастной изменчивости.

Как известно, наивысшая смертность в популяциях животных наблюдается именно в молодых возрастах. Мы поставили несколько экспериментов с целью показать, что это связано с меньшей выносливостью младших возрастов.

Не входя в детали большинства экспериментов, ограничимся лишь изложением результатов. Гамбузии разных размеров были подвергнуты воздействию повышенной температуры, насыщения воды углекислым газом и, наконец, дефицита кислорода. Все эти эксперименты дали одинаковый результат: гибель начиналась, как правило, среди более мелких рыб; крупные дольше сопротивлялись воздействию летальных факторов.

Как известно, при быстром повышении температуры рыба впадает в «оцепенение от тепла». При обратном помещении в воду нормальной температуры она может более или менее быстро оправиться. Нами была изучена скорость восстановления нормального «самочувствия» после теплового шока у гамбузий разных размеров. В качестве показателя нормальности был избран ритм дыхательных движений жаберной крышки, которые при шоке останавливаются полностью. Результаты экспериментов сведены в табл. 9.

---

[1] Между прочим, приблизительно подобное мнение можно найти также в старом учебнике общей зоологии Линдемана [14].

Таблица 9

Скорость восстановления дыхательных движений

Средний вес в сг	Колич. рыб	Ритм дыхательных движений в минуту									
		норма	начальный	через							
				5	10	15	20	25	30	35	40
33	абс.	125	40	70	79	88	92	99	97	101	125
	%	100	32	56	63	70	74	79	78	81	86
65	абс.	121	34	66	80	87	100	105	102	115	111
	%	100	28	54	66	72	83	87	84	95	92

Все эти эксперименты показывают, что рыбы более крупных размеров обладают большей выносливостью, нежели особи младших категорий. Обратившись к наблюдениям над животными в естественной обстановке, мы находим аналогичные явления. Дементьев [6] пишет: «У американского крапивника Troglodytes aëdon за зиму умирает в среднем 66,7% старых птиц и до 74% первогодков».

Известно, что в любой разновозрастной популяции имеется больше всего молодых особей, а старшие возрасты довольно быстро уменьшаются в числе. Например, состав тоневых уловов леща (в Каспийском районе) по возрасту в среднем таков (Кашкаров и Станчинский [11]):

Возраст	1	2	3	4	5 и старше
%	5,5	67,5	23	3,4	0,3

Аналогичного характера материал приводится в ряде ихтиологических работ, например Европейцевой [7], Морозовой, Ивановой-Берг [8] и т. д. То же самое наблюдается у птиц. У Hirundo rustica по Дементьеву [6] из 77 окольцованных особей осталось в живых по первому году 26, по второму 9, по третьему 3 и по четвертому 1. Дальше: «Данные о возрасте некоторых американских воробьиных также показывают крайне высокую смертность в первые годы жизни». Совершенно аналогичное мы видим и у млекопитающих. Н. И. Калабухов [10] пишет: «...для большинства видов (сусликов) чрезвычайно характерно наличие необычайно высокой «детской смертности».

Итак, какую бы группу животных ни брать, наиболее интенсивна гибель именно в молодом возрасте. Эта гибель может зависеть от весьма многих причин. Однако она ведет к определенным результатам, один из которых следует тут отметить.

Прежде всего припомним знаменитое наблюдение Бемпеса над гибелью воробьев во время бури. Из 136 птиц погибли 64 и все погибшие отличались по своим признакам от средних «нормальных» для данной местности форм. Аналогичные наблюдения имеются у Крэмптона над зимующими куколками айлантового шелкопряда. Данные Бемпеса, Крэмптона и др. показывают, что естественный отбор сохраняет «нормальные» для данного момента и условий формы, элиминируя все уклоняющиеся. С этой точки зрения интересны наблюдения над возрастной изменчивостью (табл. 10, 11, 12), см. также Европейцева [7] и Федоров [27]).

Все эти таблицы показывают, что изменчивость признаков выше у более молодых членов популяции; с возрастом она падает. Филипченко [28] причину этого видит в наличии известных «внутренних факторов», сглаживающих по мере развития все отклонения от средней. Но можно обойтись и без всяких «внутренних факторов», если видеть причину

Таблица 10

Изменчивость длины сазана из поймы р. Зеравшан под Бухарой

Возраст	M	σ	v	n
3-летки	93 мм	±15,2	16,2%	35
4-летки	108 мм	±13,0	12,1%	123

Таблица 11

Изменчивость числа жаберных тычинок у сазана из поймы р. Зеравшан

Возраст	M	σ	v	n
1 год	22	±2,7	11,9%	31
2 года	24	±1,8	7,6%	27
3 »	25	±1,6	6,3%	22

Таблица 12

Изменчивость потребления O_2 гамбузиями

Вес в г	O_2 в мг на 1 г веса	σ	v	n
0,17—0,50	0,76	±0,36	47,4%	53
0,51—1,00	0,59	±0,22	37,3%	107
1,01—1,50	0,45	±0,14	31,6%	35

падения изменчивости в элиминации отклоняющихся форм. Такой взгляд с дарвинистических позиций будет более обоснован и тогда можно будет принять, что жестокая элиминация в младших возрастных группах касается прежде всего уклоняющихся от нормы особей. Этот вывод крайне важен и дает ключ к пониманию общей цепи явлений, связанных с закономерным увеличением плодовитости рыб.

Заключение

Если мы будем просматривать данные о связи между величиной и плодовитостью рыб, то бросается в глаза интересный факт, что, при отсутствии специального подбора материала, плодущие рыбы по своим размерам располагаются соответственно вариационному ряду. Это весьма важно, так как оказывается, что среди плодущих самок больше всего имеется особей средних размеров и плодовитости. Так, например, 480 исследованных нами гамбузий распределились по размерам следующим образом (табл. 13).

Таблица 13

Распределение самок гамбузии по размерам

Длина в мм . . .	от 23 до 31	от 32 до 41	от 42 до 49
Количество . . .	62	375	43
%	12,9	78,1	9,0

Средняя длина 35,8 ± 0,2 мм; σ = ± 4.2 мм.

Этот факт говорит о том, что основную роль в воспроизводстве популяции играют особи средних размеров, возраста и плодовитости.

Если мы, согласно Баранову в [1], примем, что видовая плодовитость любой рыбы равняется единице, т. е. «из всего числа икринок, выметаемых самкой, доживает до возраста матери лишь одна взрослая самка», то тогда чрезвычайно крупное значение приобретает средняя плодовитость данной популяции рыб. В самом деле, мелкие особи, в силу своей малой продуктивности, а также малого удельного веса в популяции, не могут иметь достаточного значения в воспроизводстве популяции. То же самое рассуждение может быть применено и к рыбам более крупных размеров — их удельный вес в популяции тоже не велик и повышенная продуктивность не компенсирует их малой численности. Не трудно убедиться, пользуясь хотя бы данными табл. 4, что в любом поколении основную массу популяции составляют потомки средних и модальных классов.

Таким образом, достижение этих средних возрастов, размеров и плодовитости является основным в жизни популяции рыб. Наиболее молодые особи, обладающие интенсивным обменом и отличающиеся большой изменчивостью признаков, еще не размножаются. С возрастом, как было показано выше, падает обмен и одновременно возрастает количество энергетических запасов. Так дело идет до того момента, когда эти энергетические запасы смогут быть использованы на производство половых продуктов. Именно с этого момента и начинается размножение рыб, т. е. наступает половозрелость. Это процесс чисто физиологический. Однако молодых плодущих рыб пока мало. Рост рыб продолжается еще и дальше и одновременно идет повышение плодовитости. Параллельно с этим происходит и другой процесс, а именно — элиминация всех отклоняющихся от «нормы» членов популяции.

Все эти сложные, взаимосвязанные процессы продолжаются до достижения рыбой средней величины веса, обмена и плодовитости. Назовем эти средние величины пороговыми. С этой пороговой величины и начинается размножение членов популяции, ибо животные, не достигшие пороговых размеров и плодовитости, фактически не оставляют после себя потомства.

Такова сложная цепь явлений, связанная с плодовитостью рыб. Каково же значение всего этого в процессе естественного отбора, в процессе борьбы за существование? Исследователи, сталкиваясь с закономерным увеличением плодовитости рыб при увеличении размеров тела, главное свое внимание обращали именно на это явление. Такой подход к изучаемому ими явлению отвлекал их от другого, не менее важного факта, а именно — понятия средней плодовитости членов популяции. Как раз последнее и является основным, ибо все дело, собственно говоря, сводится к достижению членами популяции этой пороговой величины. Особи, не достигшие ее, в большинстве случаев молодые, отличаются большой изменчивостью признаков, передача которых по наследству привела бы популяцию к «излишнему» разнообразию типов, часто плохо приспособленных к данным жизненным условиям.

Но, с другой стороны, известно, что в борьбе за существование сохраняются средние наиболее выгодные при данных условиях формы (Шмальгаузен [29]). В процессе роста рыб как раз и происходит тот отбор, который нивелирует популяцию, отмечает и уничтожает особей, сильно и невыгодно отличающихся по своим признакам. А так как они еще не достигли пороговой плодовитости, то и шансы их на оставление после себя потомства не велики. Следовательно, плодовитость рыб ниже пороговой и является тем аппаратом отбора, который позволяет поддерживать популяцию на определенном качественном уровне. Что

касается возрастания плодовитости выше пороговой, то это уже является просто продолжением раз начавшегося процесса, идущего теперь, так сказать, по инерции, ибо роль этих более плодовитых особей в популяции не велика в силу их уменьшающейся численности от естественного отмирания.

Таковы выводы, к которым можно притти, изучая закономерное увеличение плодовитости рыб. Мы не претендуем на то, что в данной работе нам удалось полностью осветить этот вопрос. Все изложенное мы рассматриваем лишь как первый, разведывательный шаг в деле изучения физиолого-экологических процессов, связанных с естественным отбором внутри вида.

Выводы

Все изложенное позволяет сформулировать следующие выводы:

1. Плодовитость животных является приспособительным признаком, предотвращающим гибель вида в борьбе за существование.

2. Наблюдающееся у рыб закономерное увеличение количества яиц трудно объяснимо с этой точки зрения, но широкое распространение данного признака показывает, что он играет определенную роль в процессах естественного отбора.

3. Между весом рыб и количеством яйцеклеток имеется прямолинейная связь; эта связь, наблюдаемая у всех рыб, проиллюстрирована на примере гамбузии.

4. Признак этот, поскольку размножение является физиологической функцией организма, должен быть связан с энергетикой организма, проявляющейся в форме обмена веществ.

5. Так как величина обмена у рыб возрастает медленнее, нежели вес, то это должно приводить к увеличению энергетических запасов и обеспечивать увеличение продуктивности яичников.

6. Более молодые особи менее выносливы, отличаются большею изменчивостью, которая с возрастом падает. Последнее связывается с элиминацией отклоняющихся от средней, адаптированной к данным условиям «нормальной» формы.

7. Так как в воспроизведении популяции основную роль играют индивиды средней плодовитости, количество которых оказывается наибольшим, то все особи, не достигшие этой средней величины, фактически не оставляют после себя потомства.

8. Так как основная элиминация форм, отклоняющихся от «нормальных», наиболее приспособленных к данным условиям, происходит до достижения средних размеров и плодовитости, то плодовитость рыб ниже средней и является тем аппаратом отбора, который позволяет поддерживать популяцию на определенном качественном уровне.

Литература

1. Баранов Ф., Бюллетень рыбного хозяйства, № 1, 1929.—2. Берг Л. С. Номогенез, 1922.—3. Winterstein H., Handbuch d. vergl. Physiol., Bd. II, 1910.—4. Гартман М., Общая биология, 1936.—5. Дарвин Ч., Происхождение видов.—6. Дементьев Г., Птицы, Руков. по зоологии, т. V, 1941.—7. Европейцева Н. В., Расовый анализ беломорской трески, 1937.—8. Иванова-Берг М. М., Труды Киргизской комплексной экспедиции, т. III, вып. 2, 1935.—9. Ивлев В. С., Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 2, 1939.—10. Калабухов Н. И., Зоологический журнал, т. XVI, вып. 5, 1937.—11. Кашкаров Д. Н. и Станчинский В. В. Курс зоологии позвоночных, 1940.—12. Keys A. B., Biol. Bull, v. IX, 1930.—13. Кучин И. В., Рыбоводство в Уральском крае, 1910.—14. Линдеман К. Э., Основы общей зоологии, 1897.—15. Максудов И. Х., Труды Бухарского гос. педагогического ин-та, 1938.—16. Максудов И. Х., Бюл. эксп. биол. и мед., т. III, вып. 10, 1940.—17. Максудов И. Х, Материалы к физиологии гамбузии, рукопись, 1941.—18. Морозова П. Н., Труды Киргизской комплексной экспедиции,

т. III, вып. 2, 1935.—19. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, 1934.—20. Smith H. W., Journ. of Biol. Chem., v. LXXXI, 1939.—21. Соколов И. П., Труды Среднеаз. гос. ун-та, 1933.—22. Строганов Н. С., Дыхание рыб (рукопись), Институт Зоологии МГУ, 1935.—23. Сыроватская Н. П., Труды Гос. ихтиол. станции, т. III, вып. 1, Херсон, 1927.—24. Уоллес А., Естественный подбор, 1878.—25. Wells, Physiol. Zool., v. 8, No 3, 1935.—26. Федорова, Труды Киргизской комплексной экспедиции, т. III, вып. 2, 1935.—27. Федоров А. И., Труды Туркестанского научн. об-ва, т. II, 1925.—28. Филипченко Ю. А., Изменчивость и методы ее изучения, 1929.—29. Шмальгаузен И. И. Журнал общей биологии, т. II, вып. 3, 1941.—30. Шмидт, Успехи современной биологии, т. XIV, вып. 1, 1941.

CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE BIOLOGICAL MECHANISM OF FECUNDITY REGULATION IN FISH

I. MAXUDOV

Zoological Laboratory at the Pedagogical Institute at Bokhara

Summary

An attempt is being made by the author to find out the significance of the regular increase in fish fecundity with size. The wide spread of this phenomenon points to its indubitable rôle in natural selection.

On Gambusia and some other fish the author shows that there exists a positive relation between the number of eggs and the weight of the fish; the ratio egg-weight to body-weight is constant. It is being proved, more over, that it is the mean fecundity of the population rather than the fecundity of the separate individuals that is important for the reproduction of a population. The number of highly prolific individuals, as well as that of poorly prolific ones, is so small within the population that this high fecundity does by no means compensate for their sparsity.

The increase in fecundity is associated by the author with the intensity of metabolism; the reduced oxygen exchange during egg ripening goes to support this view. This should be taken mean that at this period a redistribution of nutrient substances takes place; these are largely used up by the growing eggs, while processes connected with the functions of the organism become less intensive. Hence it may be concluded that between the size of the fish and the amount of oxygen consumed by it there should exist such a relation as would secure the accumulation of energy which may be used up for the reproduction of egg-cells. The author has found that in Gambusia the consumption of oxygen proceeds at a lower rate than the increase of their body mass. Conditions favourable for the accumulation of energy stores in the organism are thus created.

The death-ratio is always very high among young individuals of any population. This is accounted for by the lower resistance in the young. On the basis of his studies of age variation the author shows that at an earlier age the fish are more liable to variation, as well; this conclusion is illustrated by measurements of body length and by counts of gill filaments. The reduction of the variation coefficient with age is put down to the elimination of such forms as diverge from the mean «normal» forms adapted to the given conditions.

From all what has been said above the author arrives at the following conclusions: The youngest specimen, endowed with an intense exchange and showing a greater variety of characters do not propagate yet. As the individual grows older, its metabolism becomes less intense

and the amount of energy increases. As soon as the latter has been stored in a sufficient quantity, the fish begin to propagate. The number of young propagating fishes is not sufficient still; growth and increase of fecundity are in progress; this is a purely physiological process, At the same time the elimination of forms diverging from the normal takes place. All these processes go on until the fish has reached its mean values of weight, exchange and fecundity. After these have been attained the real growth of the population sets in. And as it is the average forms that survive in the struggle for existence, being the best adapted, the fecundity of the fish which are below the medium form, serves as a mechanism of selection which makes it possible to maintain the population at a definite qualitative level.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЕНИИ ИХТИОФАУНЫ РЕКИ ДЕСНЫ В ПЕРИОД ОТ ПОСЛЕДНЕЙ МЕЖЛЕДНИКОВОЙ ДО СОВРЕМЕННОЙ ЭПОХИ

В. Д. ЛЕБЕДЕВ

Кафедра ихтиологии Биологического факультета МГУ

Настоящая работа ставит задачей проследить изменения ихтиофауны р. Десны в период от последней межледниковой до современной эпохи. Для этой цели использованы данные, которые были получены при изучении остатков рыб, найденных при раскопках городищ древнего человека на р. Десне в районе Новгород-Северска. Материал любезно предоставлен М. В. Воеводским, которому мы выражаем искреннюю благодарность.

Материал и методика

Материал получен из следующих пунктов:

1. Городище Юхнов А. 20—25 км ниже Новгород-Северска. Относится ко II—III столетию до нашей эры. Культурный слой в среднем 1,5 м. 2. Юхнов Б. В 100 м от первого. II—III век до нашей эры. Толщина культурного слоя около 75 см. Из этих городищ получен основной костный материал. 3. Городище Песочный Ров. В 20 км выше Новгород-Северска. II—IV век нашей эры. 4. Селище Майдан. В 500 м выше Песочного Рва. VI—VIII век нашей эры. Городище Вщиж. В 50 км выше Брянска. XII—XIII век нашей эры.

Всего из 5 пунктов определено 3833 остатка чешуи и 149 костных обломков. Данные о палеолитической фауне р. Десны, датируемые последней межледниковой эпохой, взяты из рукописи Г. В. Никольского, любезно предоставленной автором.

Таким образом, наш материал позволяет выявить изменения ихтиофауны, возникшие под влиянием климатических факторов (используя материал межледниковой эпохи), и изменения, протекавшие под влиянием человеческой деятельности, так как нет основания считать, что за 2000 лет климат существенно изменился.

Чешуя обрабатывалась 2—3% раствором азотной кислоты; после этого под лупой определялся возраст рыбы. Чешуи карповых и щуки в подавляющем большинстве случаев по краю были обломаны, и поэтому количество лет следует понимать как минимальное число обнаруженных годовых колец. Материал сведен в нижеследующие таблицы:

Таблица 1

Новгород-Северск (палеолитическая стоянка)

Вид рыбы	Количество определимых остатков
Salmo sp.	6
Rutilus rutilus (L.)	2
Leuciscus sp.	3
Abramis sp.	Обломки
Cyprinidae	40
Silurus glanis (L.)	1
Esox lucius (L.)	5 + зубы
Lucioperca lucioperca (L.)	1
Perca fluviatilis (L.)	15
Lota lota (L.)	2

Состояние костей из палеолита очень плохое, так что из 138 остатков Никольскому удалось определить (в некоторых случаях приблизительно) 56 экземпляров. Восстановление размеров было возможно в единичных случаях, определить возраст оказалось невозможным.

Таблица 2

Городища Юхнов А и Б

Вид рыбы	Колич. определимых костных остатков		Количество остатков чешуи		Чешуя в % ко всему количеству остатков	
	А	Б	А	Б	А	Б
Esox lucius (L.)	34	16	72	7	23,5	3,5
Silurus glanis (L.)	17	15	—	—	—	—
Lucioperca lucioperca (L.)	5	14	—	—	—	—
Abramis brama (L.)	7	1	136	156	44,0	77,5
Tinca tinca (L.)	2	1	—	—	—	—
Leuciscus idus (L.)	1	—	—	—	—	—
Cyprinius carpio (L.)	2	1	—	2	—	1,0
Cyprinidae	2	2	76	24	24,5	12,0
Perca fluviatilis (L.)	—	—	15	10	4,8	5,0
Leuciscus sp.	—	—	5	1	1,6	0,5
Rutilus frisii Nord.	—	2	5	1	1,6	0,5
Scardinius erythrophtalmus (L.)	1	—	—	—	—	—
	71	52	309	201	100	100

Приводим размеры рыб из палеолита: Abramis sp. (повидимому лещ) — 20—25 см; Esox lucius (L.) — 45, 54, 65 и 65 см; средний размер — 57,2 см; Perca fluviatilis (L.) — 15 и 50 см; Lota lota (L.) — 30 и 40 см.

Таблица 3

Городище Песочный Ров и селище Майдан

Вид рыбы	Колич. определимых костных остатков		Колич. остатков чешуи		Чешуя в % ко всему количеству остатков	
	Пес. Ров	Майдан	Пес. Ров	Майдан	Пес. Ров	Майдан
Esox lucius	1	14	—	545	—	24,2
Abramis brama (L.)	—	1	2	131	18,2	5,9
Cyprinus carpio (L.)	—	1	1	12	9,1	0,5
Cyprinidae	—	2	6	776+1061 обломок	54,5	34,4 без обл.
Perca fluviatilis (L.)	—	5	—	690	—	30,6
Leuciscus cephalus (L.)	—	—	—	6	—	0,2
Leuciscus sp.	—	—	—	61	—	2,7
Rutilus frisii Nord.	—	1	2	29	18,2	1,4
Chondrostoma nasus (L.)	—	—	—	2	—	0,1
Aspius aspius (L.)	1	—	—	—	—	—
	2	24	11	2252 без обл.	100	100

Количество остатков по городищам распределяется неравномерно. Наибольшее число остатков представлено в Юхновских городищах, затем следует селище Майдан, где остатки чешуи позволяют составить хотя бы приближенные ряды возрастного состава уловов. Песочный Ров дает незначительный материал — пробные раскопки.

На основании приведенных данных попытаемся установить, какие виды рыб являлись основными объектами в промысле того времени (табл. 4).

Конечно, табл. 4 дает лишь приблизительное представление о составе уловов того времени. Однако она позволяет сделать некоторые выводы. В Юхнове А в уловах преобладают щука, сом, лещ и другие карповые. В Юхнове Б — щука, сом, судак и лещ. В селище Майдан — щука, окунь и карповые, т. е. наверное лещ, язь и др. Песочный Ров,

Таблица 4

Место	Основной объект промысла: наличие костных остатков более 10% или чешуи свыше 20%	Второстепенный объект промысла: остатков более 5% или чешуи свыше 10%	Случайные объекты промысла: остатков меньше 5% или чешуи меньше 5%
Новгород-Северск (данные Г. В. Никольского)	Perca fluviatilis (L.) Cyprinidae	Esox lucius (L.)	Salmo sp. Rutilus rutilus (L.) Leuciscus sp. Abramis brama Silurus glanis (L.) Lucioperca lucioperca (L.) Lota lota (L.)
Юхнов А	Esox lucius (L.) Silurus glanis (L.) Abramis brama (L.) Cyprinidae	Lucioperca lucioperca (L.)	Tinca tinca (L.) Perca fluviatilis (L.) Leuciscus sp. Rutilus frisii Nord. Scardinius erythrophthalmus (L.) Cyprinius carpio
Юхнов Б	Esox lucius (L.) Silurus glanis (L.) Lucioperca lucioperca (L.) Abramis brama (L.)	Cyprinidae	Perca fluviatilis (L.) Cyprinus carpio Rutilus frisii Nord. Aspius aspius
Песочный Ров (данных недостаточно)	Cyprinidae	Abramis brama (L.) Rutilus frisii Nord.	Cyprinus carpio (L.) Esox lucius (L.) Aspius aspius (L.)
Селище Майдан	Esox lucius (L.) Perca fluviatilis (L.) Cyprinidae	—	Abramis brama (L.) Cyprinus carpio (L.) Leuciscus sp. Leuciscus cephalus Rutilus frisii Nord. Chondrostoma nasus

за недостатком материала, не разбираем. В отношении палеолита ничего определенного сказать нельзя, ввиду незначительности материалов, но, повидимому, даже тогда окунь, а вероятно и щука стояли на одном из первых мест.

Лов таких рыб, как щука, сом, судак и окунь, мог производиться крючной снастью или острогой. Но наличие большого количества остатков карповых рыб (смешанный характер улова) и находки грузил делают более вероятным предположение, что основными орудиями лова у жителей Юхновских городищ и селища Майдан были различные сетяные снасти. По величине и форме грузил можно предположить, что применялись невода и плавные сети. В настоящее время в Десне чаще всего ловятся плотва, щука, лещ, окунь, линь, карась; реже — язь, подуст, густера; редко — синец, клепец, Abramis sapa Pall., судак, мирон (усач), голавль, карп и стерлядь (очень редко).

Влияние промысла на средние размеры рыб и состав ихтиофауны приводим при обзоре отдельных видов. Материалы по палеолиту ввиду специфичности рассмотрены особо.

Сем. Cyprinidae — карповые

В настоящее время карповые представлены в Десне 23 видами; из них промысловых 12, но не все они имеют одинаковое значение. Такие виды, как голавль, усач, карп, встречаются в уловах единичными экземплярами, а некоторые виды даже нельзя отнести к числу промыс-

ловых, ввиду почти полного отсутствия их (синец Abramis balberus (L.), клепец Abramis sapa Pall., чехонь Pelecus cultratus). Особенно большое значение в современном промысле имеет плотва — Rutilus rutilus rutilus (L.); она всюду вылавливается в большом количестве и на ней почти не отразились условия, заставляющие исчезать ценные виды рыб. Затем следуют лещ, густера, язь. В нашем материале имеется большое количество костей и особенно чешуи карповых. Однако детальное определение чешуи до вида затруднялось плохой сохранностью материала. Удалось обнаружить 9 видов карповых:

Рис. 1

1. Leuciscus cephalus (L.) — голавль. 6 обломков чешуи, принадлежащих повидимому этому виду, обнаружены в селище Майдан. В настоящее время голавль так же редок, как судак и мирон Barbus barbus boristhenicus Dybow. Встречается реже, чем в р. Сожь.

2. Leuciscus idus (L.) — язь. Обломок cleithrum этого вида был обнаружен в Юхнове А. В настоящее время язь обычен в среднем течении Десны. Довольно большое количество обломков чешуи, несомненно принадлежащих этому роду, обнаружено в Юхнове А и в селище Майдан. Повидимому обломки чешуи принадлежат язю и голавлю.

3. Rutilus frisii Nord.— вырезуб. Сейчас в Десне он совершенно не встречается, и рыбаки даже не знают, как он выглядит. Но еще в работах К. Кесслера (1856 г.) имеются сведения о нахождении вырезуба в Десне. В Остре, Соже и верховьях Днепра вырезуб еще не исчез, но встречается редко. Остатки вырезуба обнаружены в следующих местах: Юхнов Б — operculum — 1 экз., cleithrum — 1 экз., чешуя — 1 экз. (рис. 1). Песочный Ров — 2 чешуи, повидимому этого вида. Селище Майдан — praeoperculum — 1 экз. и 29 чешуй этого вида. Очевидно, вырезуб и в то время не был многочисленной рыбой, но все же встречался в Десне. Причины его исчезновения не совсем ясны. Вряд ли здесь исключительно повинен хищнический вылов. За последнее время вообще наблюдается повсеместное сокращение ареала вырезуба.

4. Scardinius erythrophthalmus (L.) — красноперка. В настоящее время красноперка в Десне обычна, а в ее притоке Нерусе — многочисленна. В нашем материале имеется одна находка глоточных зубов из Юхнова А.

5. Tinca tinca (L.) — линь. Более или менее редкий в верховьях, становится многочисленным в среднем течении Десны благодаря нали-

чию заливов и стариц. В нашем материале остатки линя скудны, а именно: Юхнов А — глоточные зубы — 2 экз., Юхнов Б.— operculum — 1 экз. Возможно, что при ловле неводом или плавной сетью линь не захватывался.

6. Chondrostoma nasus subsp.— подуст. Редок в верховьях, ниже становится довольно обычной рыбой. В нашем материале представлен двумя чешуями из селища Майдан: одна в возрасте не менее 6+.

7. Abramis bramis (L.) — лещ. Одна из самых обыкновенных рыб Десны, имеющая промысловое значение. В нашем материале представлена большим количеством чешуи и костных остатков, что доказывает ее видную роль в промысле того времени. Приводим список остатков: Юхнов А — обломки cleithrum — 3 экз., hyomandibularae — 1 экз., глоточные зубы — 3 экз., чешуя — 136 остатков; возраст удалось определить в 46 случаях. Юхнов Б — обломок глоточных зубов, чешуя — 155 остатков. Возраст определен в 70 случаях.

Принимая во внимание, что городища относятся примерно к одному времени, мы считаем возможным составить объединенную таблицу возрастного состава уловов и сравнить его с современным (табл. 5).

Таблица 5

	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Юхнов А и Б, абс.	—	—	—	3	4	22	48	29	7	2	1	—	116
%	—	—	—	2,6	3,4	19,0	41,4	25,0	6,0	1,7	0,9	—	100%
Днепр	2,2	2,7	6,8	18,0	21,0	28,5	7,5	2,3	0,8	0,6	0,1	1,0	100%

Так как M. diff. между Юхновскими городищами и Днепром равно 15,6, то разница между рядами достоверна. Из табл. 5 видно, что произошел сдвиг в сторону увеличения вылова рыбы более молодых возрастов. Вместо 6-, 7-, 8-летних, сейчас в Днепре в уловах преобладают 4-, 5-, 6-летние.

При составлении подобной таблицы делается допущение, что остатки чешуи отражают возрастной состав улова; это отчасти может не соответствовать действительности, так как, вероятно, существовал отбор наиболее крупной рыбы, но все же полученные данные представляют известную ценность.

Песочный Ров дает 2 чешуи, возраст одной из них 6+. В Селище Майдан костных остатков нет, чешуи 131 экз., возраст определен в 13 случаях: 4+ — 2 экз., 5+ — 2 экз., 6+ — 6 экз., 7+ — 3 экз.

8. Cyprinius carpio (L.) — сазан. В настоящее время в Десне редок и близок к полному исчезновению. В нашем материале остатки сазана также немногочисленны. Юхнов А — urohyale — 1 экз., praeoperculum от рыбы длиной 42 см. Юхнов Б.— urohyale — от рыбы около 55 см длины. Песочный Ров — 1 чешуя, возраст не менеее 6+. Солище Майдан — обломок cleithrum от рыбы 34 см; 12 остатков чешуи, возраст определить не удалось. Материал подтверждает, что и прежде сазан не был основным промысловым объектом.

9. Aspius aspius (L.) — жерех. В настоящее время совершенно не встречается в верховьях. Ниже Брянска обычен, но не многочислен. В нашем материале обнаружен 1 обломок vomer из Песочного Рва, принадлежащий, повидимому, этому виду. Вероятно, жерех и в то время был редок или же не захватывался промыслом.

Cyprinidae. Юхнов А — 76 остатков чешуи, принадлежащих несомненно представителям карповых; кроме того имеется 2 обломка cleithrum. Юхнов Б — 42 остатка чешуи и обломок operculum. Ближе

семейства определить эти остатки не удалось. Песочный Ров — 6 чешуй этого семейства. Селище Майдан — обломок тазового пояса и mesocaracoideum. Обнаружен 1281 остаток чешуи сем. Cyprinidae. Обилие неопределимых остатков объясняется очень плохой сохранностью чешуй, так что определить видовую принадлежность не представлялось возможным. Возраст определен в 5 случаях: 5+ — 1 экз., 7+ — 2 экз., 8+ — 1 экз. и 10+ — 1 экз.

Сем. Siluridae — сомовые

Silurus glanis (L.) — сом. Обычная рыба Десны. Ловится почти в каждый выезд с неводом; чаще всего не крупнее 16 кг. Промыслового значения не имеет, сильно убывает в количестве. Остатки сома в большом количестве представлены в Юхновских городищах. В городище Вщиже найден один маргинальный луч сома в возрасте 10—11 лет. Юхнов А — dentale — 2 экз., hyomandibularae — 2 экз., cleithrum — 4 экз. плохой сохранности, marginale — 5 экз., radii branchiostegii — 3 экз.; кости, принадлежащие несомненно сому, но из-за плохой сохранности ближе не определимые. Размеры сомов: 76,3; 98,3; 108,1; 130,0; 157,0 и 174,0 см. Средний размер 123,9 см. Юхнов Б — здесь мы находим более обильный материал по сому; первый позвонок 2 экз., обломок позвонка, marginale — 3 экз., dentale — 1 экз., articulare — 2 экз., ceratohyale — 2 экз., cleithrum — 2 экз., quadratum — 1 экз. В результате вычисления размеров получен следующий ряд: 106,0; 116,5; 145,9; 165,5; 177,0; 191,0 и 216,9 см. Средний размер сома из Юхнова Б — 159,8 см. Сведений о среднем размере сомов, добываемых в настоящее время в Десне, нет. По данным Е. К. Суворова и Л. А. Щетинина, средняя длина сома в Волго-Каспийском районе (вместе с Урало-Каспийским) составляла в 1928 г. 53,6 см, в 1931—63,6 см. В уловах преобладали особи 2—4-летнего возраста. Для аральского сома, по данным А. Н. Пробатова, наибольшее значение в промысле имеют особи в возрасте от 5 до 10 лет, а по Михину — до 16 лет. Размеры 16-летних сомов колеблются в среднем в пределах от 68 до 167 см. Следовательно, в уловах Юхновских городищ также преобладали рыбы бо́льших размеров, чем в современных. По первым позвонкам удалось определить одновременно возраст и размер (табл. 6).

Таблица 6

Возраст (лет)	Длина для Юхнова Б (см)	Средняя длина для Аральского моря (см)
8	149,5	111
19—20	216,9	175—205

Приводим эти данные в качестве ориентировочных, так как материала недостаточно.

Сем. Esocidae — щуковые

Esox lucius (L.) — щука. В настоящее время в Десне один из обычных промысловых видов. Остатки щуки имеются на всех стоянках. Юхнов А — dentale — 11 экз., cleithrum — 5 экз., praeoperculum — 2 экз., posttemporale — 1 экз., pterygoideum — 2 экз., suboperculum — 2 экз., ceratohyale — 1 экз., зуб — 1 экз., radii branchiostegii — несколько обломков. Повидимому, остатки принадлежат минимум 9 особям. Удалось установить размеры: по dentale — 48, 50, 50, 70 и 71 см; по quadratum — 48 см (возможно та же рыба, что и в первом ряду); по suboperculum — 12 см, по vomer — 42 см, по pterygoideum — 68 см, по первому позвонку около 115 см и, наконец, по зубу не менее 60—70 см. Средний размер щуки в этом городище — 61,4 см. Возраст определен в 17 случаях (6 позвонков и 11 чешуй): 4+ — 1 экз., 5+ — 1 экз., 7+ — 4 экз., 8+ — 6 экз., 9+ — 5 экз.

Юхнов Б.— palatinum — 1 экз., pterygoideum — 2 экз., позвонки — 13 экз., чешуя — 7 экз. Остатки принадлежат минимум 4 особям. Размеры рыб: 43, 94, 113 см. Возраст определен в 9 случаях (6 позвонков и 3 чешуи). Все позвонки дали 5+, так что мы их относим к одному экземпляру рыбы. По этим же позвонкам восстановлен средний размер рыбы — 69,9 см. Чешуи имели две по 9 и одна 11 лет. Средний размер щуки из этого городища 80 см.

Песочный Ров — обломок cleithrum — в плохой сохранности.

Селище Майдан — 4 обломка cleithrum, принадлежащие минимум 4 особям. Размеры: 65, 65, 70, 80 см. Средний размер — 70 см. Praeoperculum — 1 экз., quadratum — 1 экз., hyomandibularae, обломки, зубы — 5 экз. Кроме того обнаружено 449 остатков чешуи. Возраст рыб удалось определить в 138 случаях. На основании полученных данных построен график возрастного состава улова (рис. 2).

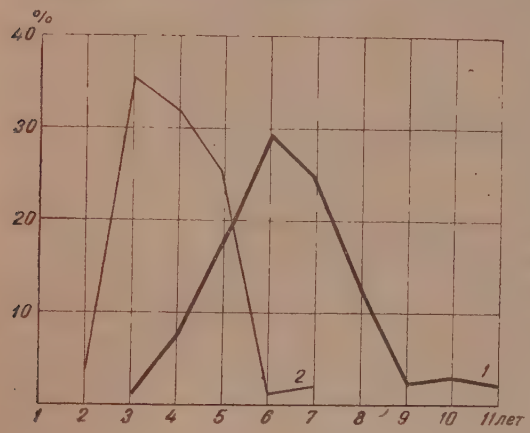


Рис. 2. Возрастной состав уловов щуки (Esox lucius L.). *1* — сел. Майдан, *2* — оз. Чаны

Наибольшее число экземпляров приходится на возраст 6—7 лет, но вероятно вершину можно передвинуть вправо на 1 или может быть на 2 года, т. е. на 7—8 или 8—9 лет, так как края чешуи (как упоминалось) обычно обламываются и фактически мы имеем дело с ядром чешуи. Для сравнения приведен возрастной состав современных уловов. По Десне у нас сведений нет и мы воспользовались данными А. Я. Башмаковой по возрастному составу уловов щуки из оз. Чаны, где определенно имеет место недолов рыбы. Мы видим, что основным возрастными группами в оз. Чаны являются 3—4- и 5-летки, остальные весьма малочисленны. По сравнению с селищем Майдан получается сильный сдвиг в сторону меньших возрастов. Эти кривые дают наглядную картину влияния промысла на возрастной состав стада.

Сравним средние размеры рыб (табл. 7).

Таблица 7

Место	Средняя длина в см
Псковский водоем	54,5
Кучурганский лиман, Днепр	25—48 (абс. длина)
Дельта Волги	42—50,5
Юхнов А	61,4 } 70,6
Юхнов Б	80,0 }
Селище Майдан	70,0 (по 4 экз.)

Средний размер рыб в улове 2000 лет тому назад также значительно отличался от современного. Мы, правда, не располагаем достаточным материалом, но вряд ли дополнительные данные сильно изменят эту разницу.

Сем. Percidae — окуневые

Lucioperca lucioperca (L.) — судак. В настоящее время судак в Десне быстро исчезает. Попадается только изредка, одиночными экземплярами. В нашем материале он представлен в наиболее древних городищах. Юхнов А — parasphenoideum — 2 экз. (один от рыбы 76 см), den-

tale — 1 экз. (от рыбы около 60 см), maxillare — 1 экз., очень плохой сохранности, praeoperculum — 1 экз. Остатки принадлежат минимум 3 особям. Средний размер рыб — 68 см. Юхнов Б — operculum — 2 экз., очень плохой сохранности, cleithrum — 7 экз., parasphenoideum — 2 экз., dentale — 1 экз., quadratum — 1 экз., frontale — 1 экз. плохой сохранности. Размеры рыб: 60, 65, 66, 71,7, 74,7, 80 см.

Все судаки поражают своей большой величиной. Средний размер из обоих городищ составляет 69,17 см (по 8 экз.). Размеры современного судака из Десны установить не удалось. Средний размер кубанского судака, вычисленный нами по данным М. И. Чугуновой, равен 54,8 см. Средний размер донского судака — 43,7 см. Как в Кубани, так и в Дону в уловах преобладают особи 4—5 лет, средний размер судака соответственно 41,5—48,6 см. Средний размер судака из дельты Волги равен 37,4 см (до основания С.), из дельты Урала — 45,4 (до конца средних лучей С.). На примере судака также наблюдаем явное уменьшение средних размеров. Вероятно это соответствует действительности, несмотря на недостаточность материалов. Не совсем ясны причины отсутствия остатков судака в других городищах. Скорее всего здесь сказывается недостаток материалов.

Perca fluviatilis — речной окунь. В настоящее время по своей многочисленности уступает лишь плотве. Больше всего вылавливается мелкий окунь, до 500 г. Крупный более или менее редок. В нашем материале окунь хорошо представлен костными остатками и чешуей. Юхнов А — 15 чешуй. Возраст определен в 5 случаях: 6+ — 1 экз., 7+ — 1 экз., 8+ — 2 экз., 9+ — 1 экз. Юхнов Б — 10 чешуй. Возраст определен в 4 случаях: 8+ — 1 экз., 9+ — 2 экз. и 10+ — 1 экз. Селище Майдан — pharyngialis — 1 экз., от рыбы 25 см, dentale — 1 экз., плохой сохранности, cleithrum — 1 экз., плохой сохранности, parasphenoideum — 1 экз., от рыбы 21,1 см, обломок тазового пояса, чешуя — 683 экз., очень плохой сохранности. Возраст с достаточной достоверностью удалось определить только в 27 случаях 4+ — 1 экз., 5+ — 3 экз., 6+ — 9 экз., 7+ — 4 экз., 8+ — 6 экз., 9+ — 1 экз., 10+ — 2 экз., 11+ — 1 экз.

Материала по отдельным городищам мало, поэтому мы объединили все данные вместе, чтобы получить хотя бы приблизительное представление о возрастном составе стада окуней 1500—2000 лет тому назад. Для сравнения приводим возрастной ряд окуней из оз. Убенского по А. К. Свидерской (табл. 8).

Таблица 8

	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
1500—2000 лет тому назад, абс.	—	—	—	1	3	10	5	9	4	3	1	36
%	—	—	—	2,8	8,3	27,8	13,9	25,0	11,1	8,3	2,8	100%
Озеро Убенское, абс.	5	189	146	57	12	1	—	—	—	—	—	410
%	1,2	46,1	35,7	13,9	2,9	0,2	—	—	—	—	—	100%

	M±	m	σ	
I	7,3 ±	0,27	1,60	M diff. = 16,6
II	2,77±	0,04	0,85	

Ряды не нуждаются в пояснениях: в первом случае преобладают особи 6-, 7-, 8-летнего возраста, во втором — 2- и 3-летки (46,1 и 35,7%). В Кучурганском лимане Днестра преобладают 3-годовалые особи. Более старые чем 5+ встречаются редко.

Палеолитическая стоянка находится в обособленном положении, так как она датируется последним межледниковым периодом и, следова-

тельно, отделена от нашего времени на 30—50 тыс. лет. Просматривая список рыб из палеолитической стоянки, мы обнаруживаем там такие виды, как Salmo sp. (крупный экземпляр), Lota lota L. Это дает основание Г. В. Никольскому сделать некоторые предварительные выводы, а именно он заключает, что ихтиофауна последнего межледникового периода несомненно не была более тепловодной, чем современная, а возможно была более холодноводной. Лов, по его мнению, производился в крупной реке, так как такие виды, как судак, в мелких речках не встречаются. Более определенных выводов из имеющегося материала сделать нельзя.

При переходе к материалам начала нашей эпохи мы вынуждены сделать колоссальный скачок, так как никаких сведений об ихтиофауне этого промежуточного периода нет; надеемся, раскопки ближайших лет заполнят этот пробел.

Обнаруженные нами виды в качественном отношении существенно не отличаются от современной ихтиофауны. В настоящее время отсутствует только вырезуб Rutilus frisii Nord. и нет лососевых. Удивляет отсутствие остатков плотвы Rutilus rutilus (L.), рыбы, сейчас чрезвычайно многочисленной. Возможно, ее не употребляли в пищу ввиду наличия более ценных пород. Зато очень крупные изменения произошли в количественном отношении: многие виды рыб (судак, сазан) потеряли всякое промысловое значение.

Выводы

1. Ихтиофауна р. Десны в рисс-вюрмскую межледниковую эпоху (палеолит) мало отличалась от современной; вероятно, она не была более тепловодной, скорее более холодноводной.

2. Ихтиофауна р. Десны 1500—2000 лет тому назад почти совершенно не была затронута промыслом и находилась в девственном состоянии.

3. Лов в городищах II века до нашей эры производился сетевыми орудиями типа неводов и плавных сетей. В более поздних поселениях картина, вероятно, была аналогичной.

4. Основными объектами промысла в большинстве городищ были щука и окунь. В Юхновских городищах прибавляются сом, судак, лещ. Плотва промыслом не использовалась совсем или использовалась незначительно.

5. В уловах преобладали рыбы старших возрастов.

6. Средний размер рыб в уловах был больше современных.

7. Промыслом использовался вырезуб — Rutilus frisii Nord. (правда, незначительно), сейчас в Десне не встречающийся.

Литература

1. Башмакова А. Я., Материалы по возрасту и темпу роста щуки из озера Чаны, Труды Сибирской научной рыбохозяйственной станции, т. V, вып. I, Красноярск, 1930.—2. Белинг Д. Е., Очерки по ихтиофауне реки Днепра, Труды Днепровской биологической станции, вып. I, Киев.—3. Белінг Д. Е., Білик О., Риби прісних вод УССР (бібліографічний показчик), изд. Укр. Ак. Наук, Київ, 1936.—4. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 3-е изд., ч. I и II, Ленинград, 1932/33.—5. Великохатько Ф. Д., Новые данные о распространении и биологии вырезуба Rutilus frisii Nord. Изв. Ленинградского н.-и. ихтиологического ин-та, т. XII, вып. I, 1931.—6. Он же, Материалы к познанию леща из реки Днепра, Зоологический журнал, т. XX, вып. I, 1941.—7. Воронцов Е. М., Материалы по ихтиофауне Днепровского бассейна. Рыбы и рыболовство р. Сож. Труды Смоленского об-ва естествоиспытателей и врачей, т. II, Смоленск, 1927.—8. Он же, Материалы по ихтиофауне Днепровского бассейна. Рыбы и рыболовство среднего течения Десны, Научные известия Смоленского гос. ун-та, т. V. вып. I, Смоленск, 1928.—9. Он же, Материалы по ихтиофауне Днепровского бассейна. Рыбы и рыболовство верховьев р. Днепра, Труды Об-ва по изучению Смоленской губ., т. V, вып. 2, 1930.—10. Гладков Н. А., Рыбы бассейна Свапы и Сейма в пределах быв. Льговского уезда, Изв. Курского о-ва краеведов, III (1929), № 3—6

(15—18), Курск, 1930.—11. Державин А. Н., Волжский лосось (по историческим материалам), Сборник памяти Книповича, 1939.—12. Иностранцев А. А., Доисторический человек каменного века. Побережья Ладожского озера, 1882.—13. Кеслер К., Естественная история губерний Киевского учебного округа. Рыбы, Киев, 1856.—14. Kessler K., Zur Ichthyologie des südwestlichen Russlands, Bull. Soc. Nat., Moscou, № 2, 1856. 15. Кагановский А. Г., Материалы к познанию аральского леща (Adramis brama), Изв. Отдела ихтиологии, Ленинград, 1926.—16. Михин В. С., Материалы по возрасту и росту аральского сома, Изв. Ихтиологического ин-та, т. XII, вып. I, 1931.—17. Никольский Г. В., Материалы по ихтиофауне городищ бассейнов Ветлуги и Вятки, Зоологический журнал, вып. I, 1935.—18. Никольский Г. В., Материалы по истории ихтиофауны бассейна Белого моря, Зоологический журнал, № 1, 1943.—19. Он же. К познанию ихтиофауны р. Кубани, Бюллетень Московского об-ва испыт. природы, новая серия, вып. II, 1937.—20. Он же. Рыбы палеолита Новгород-Северска (рукопись).—21. Он же, Остатки рыб, связанные с остатками культуры древнего человека на территории СССР (рукопись).—22. Пробатов А. Н., О возрасте Аральского сома, Изв. Отдела прикладной ихтиологии, т. IX, вып. II, Ленинград, 1929.—23. Rütimeier L., Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz, 1861.—24. Свидерская А. К., Возраст и темп роста окуня из оз. Убенского, Труды Сибирской научной рыбохозяйственной станции, т. V, вып. I, Красноярск, 1930.—25. Сироватьска Н., Вырозуб Rutilus frisii Nord., Харьков, 1933.—26. Суворов Е. К. и Щетинина Л. А., Сом (Siluris glanis L.), жерех (Aspius aspius L.) и щука (Esox lucius L.) Волго-Каспийского и Аральского районов, Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции, № 5 и 6, Баку, 1932.—27. Таранец А., О костях рыб, найденных в кухонных остатках племени Илоу, Вестник Дальневосточного филиала Академии Наук № 18, 1936.—28. Тихий М. И., Acipensor sturio L. из Старо-Ладожских раскопок, Труды I Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов, Петроград, 1923.—29. Tichiy M. I., Fische aus dem Paläoliticum der Krim, Бюллетень Комиссии четвертичного периода, № I, 1929.—30. Тимофеев А. А., Ихтиофауна р. Десны и некоторых ее притокой в Ельненском уезде Смоленской губ., Труды об-ва изучения Смоленской губ., вып. II, Мос ва, 1915.—31. Труды Экспедиции для исследования главнейших рек Европейской России. Бассейн Днепра, Исследования Гидрологического отдела 1894 г., СПб., 1896.—32. Труды экспедиции для исследования главнейших рек Европейской России. Бассейн Днепра. Исследования Гидротехнического отдела, СПб., 1895.—33. Хизняков И., О состоянии рыбного хозяйства Гомельской губернии, Экономическая Жизнь, №10—11, Смоленск.—34. Чугунова Н. И., Биология судака Азовского моря, Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. IX, Москва, 1931.

ON THE PROBLEM OF THE VARIATION WHICH TOOK PLACE IN THE ICHTHYOFAUNA WITHIN THE PERIOD SINCE THE LAST INTERGLACIAL TO THE RECENT EPOCH

V. LEBEDEV

Department of ichthyology of Biological Faculty, Moscow State University

Summary

The fish-fauna of the Desna-river was studied after the remains of bones obtained in a number of settlements in the Novgorod-Seversk District. For sake of comparison use also was made of data by G. V. Nikolsky (manuscript) on the ichthyofauna of a palaeolythic settlement (camp) at the same locality, as well as of literary data on recent ichthyofauna.

The fish-fauna, which prevailed in the Desna-river during the interglacial epoch (palaeolythic) differed but little from the recent one; it is likely to have been a rather cold-water fauna. 1500—2000 years ago the fish-population of the Desna-river was not affected by any form of fishing. In the II century B. C. and later on fishing was done with the aid of implements of the kind of gill-nets or sweep-seines. The main objects of fishery were the pike and the perch. In the Yukhnovo-settlement to this list should be added the catfish, the sander and the bream. Fishes of older ages were prevalent in the catches. The average size of the fishes cought exceeded that of the recent fish. Rutilus frisii Nord was also the object of fishery; now this species is not met in the Desna-river any more.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

ЗНАЧЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ЭКОЛОГИИ ВЫСОКОГОРНЫХ РЕПТИЛИЙ[1]

И. Д. СТРЕЛЬНИКОВ

Лаборатория экологии научного института им. П. Ф. Лесгафта, Ленинград

Рептилии, как и большинство других животных, под действием комплекса факторов метеорологических (солнечная радиация, теплота, влажность), биологических (враги, добыча) и отчасти анатомических приспособлены в своей активности к определенным периодам суток и освещенности.

Физиологические процессы в организме рептилий находятся в зависимости от температуры их тела. Температура же тела рептилий, как и других пойкилотермных животных, определяется температурой окружающей среды, теплопродукцией при движении и теплопродукцией под действием солнечной радиации. Высоко в горах рептилии обитают всюду. Многие виды рептилий обитают на высоте около 3000 м [Agkistrodon monticola (3200—3600) и Agkistrodon strauchi (3800—4200)]; Agkistrodon himalayanus найден на высоте 4800 м у подножья глетчера Дормаза в горах Восточного Китая. Еще выше поднимается Phrynocephalus erythrutus (до 5400 м).

В зимние холодные месяцы, в декабре — январе, южнокитайские рептилии (Python, Natrix piscator, Bungarus fasciatus) в ясные дни оживленно подвижны, тогда как в пасмурные дни они медленно и тяжело ползают.

В высокогорных условиях Кавказа, на Эльбрусе, где мы производили наши исследования, рептилии поднимаются до 3500—4000 м. Температура воздуха на высоте более 3000 м в самые теплые дни редко поднимается до 15° и выше. Ночью температура спускается на этих высотах в самые теплые месяцы до 5—0°.

В этих условиях температура тела рептилий в ночные часы равна около 0—5°, в дневные часы она может подниматься до 10—15°. При такой температуре тела жизненные процессы настолько замедляются, что можно говорить об анабиозе в ночные часы суток; днем при температуре воздуха 10—15° жизненные процессы должны были бы протекать чрезвычайно медленно, настолько медленно, что жизнь рептилий была бы фактически невозможна.

Какой же фактор обусловливает возможность жизни рептилий высоко в горах при низкой температуре воздуха? На основании моих исследований в Репетеке — в пустыне Кара-Кумы в 1931 г. (Стрельников, 1934), в Калмыцкой степи в 1933 г., а также на основании наблюдений Свифта (1933), Мозауэра и Лазьера (1933), Блюм и Спильман (1933), Крюгера и Франца (1933) известно, что солнечная радиация может повысить температуру тела рептилий.

[1] Настоящее сообщение является девятым в серии «Свет как фактор в экологии животных». Восьмое сообщение: «Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых» — см. Зоологический журнал, т. XIX, вып. 3, 1940.

Высоко в горах солнечная радиация достигает большого напряжения; ввиду этого можно было предполагать, что она может повышать и температуру тела рептилий до той высоты, которая необходима для нормального течения физиологических процессов, роста и размножения.

Для решения этого вопроса мною были поставлены опыты с тепловым действием солнечной радиации на ящериц и змей на Эльбрусе в 1938 г. Опыты были поставлены на высоте 2200 м над уровнем моря в Терсколе и на высоте 4000 м в районе Ледового Лагеря, у границы Эльбрусского ледника, между ледником Большой Азау и Большим Терскольским ледником. Опыты были проведены с одним и тем же видом ящериц — Lacerta agilis exigua. Температура тела определялась термоэлектрическим способом; солнечная радиация определялась пиранометром (Стрельников, 1934).

Настоящая работа проводилась на базе лагеря Эльбрусской экспедиции Академии Наук СССР и Всесоюзного института экспериментальной медицины.

Тепловое действие солнечной радиации

Лучистая энергия солнца, в зависимости от структуры и окраски покровов тела, частично отражается, частично поглощается телом жи-

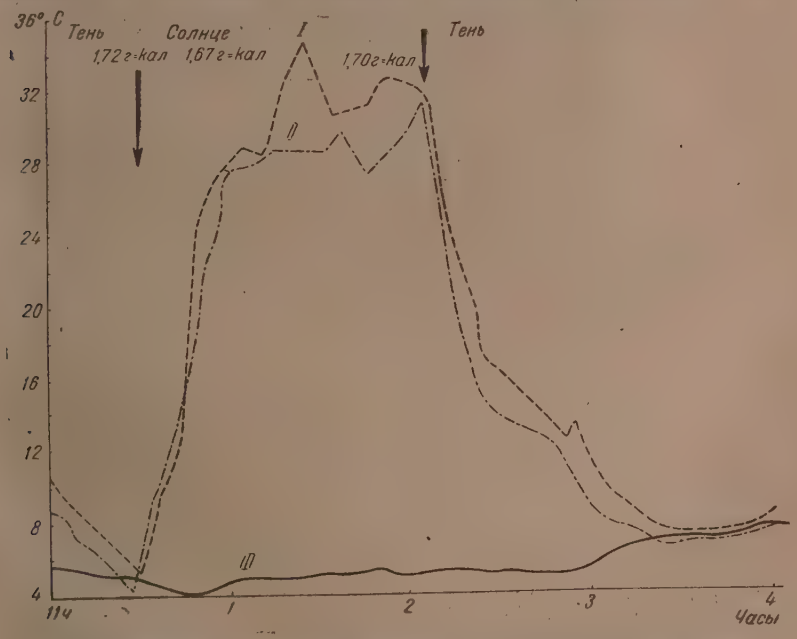


Рис. 1. Действие солнечной радиации на температуру тела ящерицы Lacerta agilis exigua. *I* — температура тела в брюшной полости; *II* — температура тела в области спины; *III* — температура воздуха

вотного. Поглощенная лучистая энергия превращается в теле в тепловую, что приводит к нагреванию животного, к повышению температуры его тела. Количество продуцируемого в теле тепла и нагревание животного тем больше, чем выше напряжение солнечной радиации. Чем выше местность над уровнем моря, тем больше напряжение солнечной радиации вследствие большей прозрачности воздуха (меньше водяных паров и пылевых частиц). Наибольшим тепловое действие является на верхних пределах обитания рептилий. Ввиду этого я и начну описание своих опытов с определения теплового действия солнечной радиации

на ящериц на Эльбрусе на высоте 4000 м, у границы ледника, изложение опыта приведено в табл. 1 и на рис. 1.

Таблица 1

Действие солнечной радиации на температуру тела ящерицы Lacerta agilis exigua ♀ (28.VII.1938)

Время	Солнечная радиация в г-кал	Температура воздуха в °С	Температура тела в °С		Превышение температуры тела над температурой воздуха в °С
			спина	брюшная полость	
11 ч. 00 м.	Тень	6,0	8,8	10,6	2,8—4,6
11 » 05 »	»	5,7	8,5	9,6	2,8—3,9
11 » 10 »	»	5,0	8,5	8,7	3,5—3,7
11 » 25 »	»	5,0	7,5	6,3	2,5—1,3
11 » 30 »	»	5,0	4,1	5,2	—0,9—0,2
11 » 35 »	Прямая: 1,597; рассеянная: 0,12 . . .	5,0	6,1	7,1	1,1—2,1
11 » 37 »	То же	5,0	—	8,7	3,7
11 » 38 »	» »	5,0	9,3	10,0	4,3—5,0
11 » 40 »	» »	4,0	11,3	12,6	7,3—8,6
11 » 45 »	Рассеянная: 0,12 . .	4,0	15,2	18,2	11,2—14,2
11 » 50 »	То же	—	21,3	23,2	17,3—19,2
11 » 52 »	Тень — облака . . .	5,0	22,6	24,6	17,6—19,6
11 » 55 »	Ясно	5,0	24,0	27,0	19,0—22,0
11 » 57 »	Тень — облака . . .	5,0	24,0	26,3	19,0—21,3
12 » 00 »	Ясно	5,0	27,8	27,8	22,8
12 » 05 »	Прямая: 1,60; рассеянная: 0,07 . . .	5,0	27,9	28,9	22,9—23,9
12 » 10 »	То же	5,0	28,0	28,2	23,0—23,2
12 » 15 »	» »	5,0	28,4	32,3	23,4—27,3
12 » 20 »	» »	5,0	—	34,2	29,2
12 » 30 »	» »	5,5	28,5	—	23,2
12 » 35 »	» »	5,3	29,9	30,4	24,6—25,1
12 » 45 »	» »	5,6	27,3	31,1	21,8—25,6
12 » 50 »	» »	5,0	28,4	32,4	23,7—27,4
12 » 55 »	» »	5,0	29,3	32,4	24,3—27,4
13 » 05 »	Прямая: 1,595; рассеянная: 0,11 . . .	5,6	31,1	31,1	25,6
13 » 07 »	Тень	5,5	28,1	31,5	22,6—26,0
13 » 09 »	»	5,5	23,2	30,0	17,7—24,5
13 » 10 »	»	5,5	22,6	26,7	17,1—21,2
13 » 15 »	»	5,5	18,6	22,7	13,1—17,2
13 » 20 »	»	5,5	15,7	19,3	10,2—13,8
13 » 25 »	»	5,3	14,0	16,5	8,7—11,2
13 » 30 »	»	5,5	13,8	16,4	8,3—10,9
13 » 40 »	»	5,3	12,8	14,1	7,5—8,8
13 » 45 »	»	5,0	12,4	13,9	7,4—8,9
13 » 53 »	»	5,3	11,1	12,2	5,6—6,7
14 » 05 »	»	6,5	8,0	10,1	1,5—3,6
14 » 15 »	»	6,5	7,3	8,6	0,8—2,1
14 » 25 »	»	7,0	6,5	7,4	—0,5—0,4
14 » 35 »	»	7,0	6,8	7,5	—0,2—0,5
14 » 45 »	»	7,5	6,9	7,4	—0,6—0,1
15 » 05 »	»	7,5	7,6	8,3	—0,1—0,8

Одновременно с приведенными данными производились определения температуры тела самца этого же вида, имеющего зеленую окраску.

При той же температуре воздуха (4—7°) температура тела различных частей самца Lacerta agilis exigua была следующей (в °С):

12 ч. 57 м. — в брюшной полости у задней ноги . . . . . — 30,9
в середине спинной области . . . . . — 33,0
в голове, в области уха . . . . . — 30,9
13 ч. 03 м. — в брюшной полости у задней ноги . . . . . — 29,4
в середине брюшной полости . . . . . — 30,5
14 ч. 10 м. — в брюшной полости у задней ноги . . . . . — 32,3
в области середины спины, сбоку . . . . . — 31,4
в области уха . . . . . — 31,0

Эти опыты показывают, что на высоте 4000 м под действием солнечной радиации 1,72 г-кал — 1,67 г-кал температура тела ящериц может подняться настолько, что превышает температуру окружающего воздуха почти на 30°. При температуре воздуха около 5° температура тела ящерицы была 34,2°.

Наибольшее тепловое действие оказывают прямые солнечные лучи; но рассеянная радиация также оказывает тепловое действие, что видно из того превышения температуры тела над температурой воздуха в тени, которое имело место в начале опыта (1,4—4,6°) до освещения прямыми солнечными лучами и после длительного затенения в конце опыта (6—7°). Тепловое действие рассеянной радиации не настолько велико, чтобы покрыть расход тепла в условиях увеличенной теплоотдачи, когда температура тела может быть несколько меньше температуры воздуха (до —0,9°).

В свете приведенных опытов становится понятной жизнь рептилий высоко в горах при низкой температуре воздуха; эта жизнь возможна лишь за счет лучистой энергии солнца, которая в теле животного превращается в тепловую энергию, нагревает и повышает температуру его тела до уровня, при котором возможно нормальное течение физиологических процессов в организме.

Ввиду особенно большого напряжения лучистой энергии в горах тепловое действие ее увеличивается с высотой, что мы видим из сопоставления приведенных нами двух опытов, произведенных на высоте 2200 и 4000 м. На высоте 2200 м превышение температуры тела над температурой воздуха достигло 25°, на высоте 4000 м — до 30° С.

Чтобы подчеркнуть большое значение лучистой энергии в ее тепловом действии на животных, приведу сообщение В. Корзуна (1936): «14 января 1933 г. на высоте 4250 м на Эльбрусе при оборудовании и установке метеорологической станции работали зимовщики. Ямы вырубали ледорубами, работали, как это ни странно, без рубашек. В тени было —22,4° С, а мы загорали. Это свойство высокогорного климата и солнечной инсоляции: в тени мороз, а на солнце, в силу чистоты и сухости воздуха, тает снег и скалы становятся горячими».

Перегревание и смерть рептилий под действием солнечной радиации

Превышение температуры тела над температурой воздуха зависит от напряжения солнечной радиации. В зависимости от температуры воздуха это превышение может быть полезным и благодетельным, но может и привести к гибели животных. Отсюда возникает вопрос важности знания теплового действия солнечной радиации для суждения о степени полезности этого фактора.

При температуре воздуха около 29° солнечная радиация, нагревая животное до 46—47°, вызывает смерть. Изложение этого опыта, проведенного на Эльбрусе (Терскол) на высоте 2200 м, приведено в табл. 2 и на рис. 2.

Из этого опыта видно, что под действием солнечной радиации 1,58 г-кал температура тела ящерицы поднялась с 21,9 до 47,1°, т. е. температура тела рептилий приблизительно на 25° превышала температуру окружающего их воздуха. Перегревание привело к гибели организма под действием солнечной радиации в течение 20 минут. Из приведенного опыта также видно, что рассеянная радиация повышает температуру тела (при затенении прямых солнечных лучей) на 1,4—3°.

Температура тела, при которой наступает смерть, вырьирует у различных особей одного и того же вида. Так, по одному из наших опытов (27.VII.1937) этот же вид ящерицы, самец, при температуре воздуха 24—25° погиб при температуре тела 43,8°.

Таблица 2

Действие солнечной радиации на температуру тела Lacerta agilis exigua ♀ (27.VII.1938)

Время	Солнечная радиация в г-кал	Температура воздуха в °С	Температура в области груди, справа, в °С	Превышение температуры тела над температурой воздуха в °С	Температура тела вглубь от правой ноги в °С	Превышение температуры тела над температурой воздуха в °С
10 ч. 45 м.	Тень . . .	19,5	23,5	4,0	22,5	3,0
10 » 50 »	» . . .	19,5	22,3	2,8	22,2	2,7
10 » 55 »	» . . .	20,0	21,4	1,4	21,4	1,4
11 » 00 »	» . . .	20,0	21,9	1,9	22,5	2,5
11 » 03 »	Прямая: 1,465; рассеянная: 0,114 . .	20,0	23,2	3,2	25,0	6,0
11 » 04 »	То же . . .	20,0	25,1	5,1	28,1	8,1
11 » 05 »	» » . . .	20,0	27,2	7,1	31,2	10,2
11 » 10 »	» » . . .	20,0	36,3	16,3	34,3	14,3
11 » 13 »	» » . . .	20,0	39,6	19,6	41,6	21,6
11 » 15 »	» » . . .	20,5	43,2	22,7	41,6	21,1
11 » 20 »	» » . . .	21,0	47,1	26,1	46,0	25,0 Смерть

В горах, где рептилии живут при невысокой температуре воздуха и где они легко могут избегнуть перегревания, температура, при которой наступает смерть для ящериц, колеблется в пределах 43—47°.

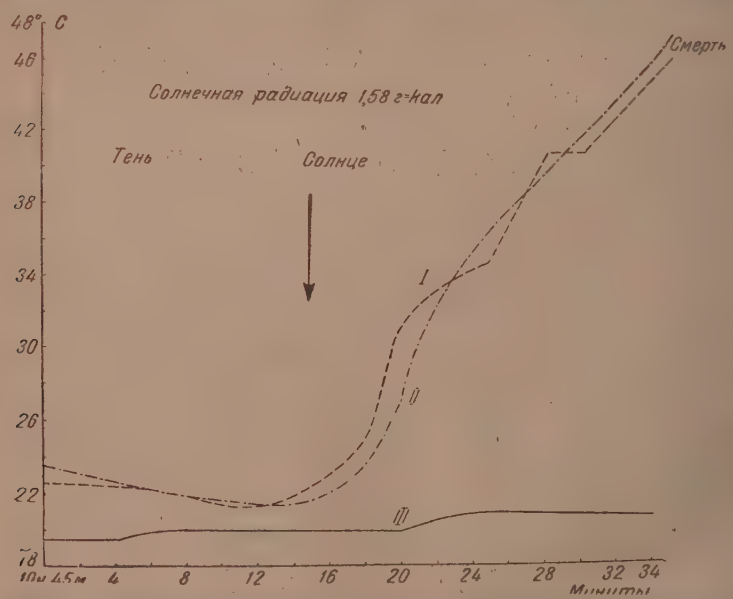


Рис. 2. Перегревание и смерть Lacerta agilis exigua под действием солнечной радиации. *I* — температура тела в грудном отделе справа; *II* — температура тела около правой задней ноги; *III* — температура воздуха

Для сравнения отмечу, что рептилии под палящими лучами солнца в пустыне Кара-Кумы, где температура воздуха достигает днем 40°, живут в условиях повышенной температуры тела. Это и привело к выработке адаптивных особенностей. При высокой температуре 39—40° малоподвижного сухого воздуха пустыни теплоотдача гораздо меньше прихода тепла под действием солнечной радиации, и температура жи-

вотных может подняться до 50° (Phrynocephalus mystaceus) и до 52,6—55,7° (Scapteira grammica) (Стрельников, 1934).

Эта высокая температура тела в условиях опыта являлась смертельной. У рептилий пустыни стойкость по отношению к высокой температуре является гораздо большей, чем у рептилий других ландшафтов. И все же 7—10 минут непрерывного освещения достаточно, чтобы убить животное, приспособленное к условиям жизни в пустыне.

Если бы в условиях пустыни солнечная радиация достигала такого же напряжения, как высоко в горах, и если бы превышение температуры тела над температурой воздуха достигало 25—30°, то температура тела рептилий доходила бы в пустыне до 65—70°. Приведенные соображения указывают на важность изучения режима солнечной радиации в различных ландшафтах.

Пустыни, как известно, обильно населены различными рептилиями. Что же спасает последних от губительного действия солнечных лучей? Рептилии песчаных пустынь, зарываясь в песок, прячутся от палящих лучей солнца. Спасительную для животных роль играют ветер и пыль. В пустынях, например в Кара-Кумах, ежедневно около 9—10 час. утра начинается ветровое движение воздуха. Ветер охлаждает животных, нагреваемых солнечными лучами. В то же время он поднимает пыль, которая задерживает солнечные лучи. По моим определениям, в Репетеке 26.VIII.1931 в 10 ч. 05 мин. напряжение солнечной радиации равнялось 1,1 г-кал., а в 12 ч. 25 мин. оно понизилось до 0,5 г-кал, что вызвано было запыленностью атмосферы. Тепловое действие солнечной радиации в пустыне ослабляется иногда очень сильно. Повышение температуры тела ящериц Phrynocephalus mystaceus достигало только 2,7—5° С.

Солнечная радиация в условиях пустыни, вызывая неравномерное нагревание поверхности и образование ветров, которые приводят к усилению запыленности атмосферы, сама стимулирует развитие факторов, ограничивающих ее тепловое действие на животных.

Общие выводы

В горах воздух чист и прозрачен, абсолютная влажность его гораздо меньше, чем в пустыне; ввиду этого солнечная радиация в большом количестве достигает поверхности земли и оказывает большое тепловое действие на животных. Это увеличенное тепловое действие, при низкой температуре воздуха в горах, является необходимым условием существования животных.

При рассмотрении действия солнечной радиации на рептилий, кроме экологических факторов необходимо учитывать ряд морфолого-физиологических особенностей организма. Так, тепловое действие солнечной радиации зависит от окраски рептилий (Стрельников, 1934). Брюшная полость у рептилий выстлана чернопигментными клетками, которые задерживают коротковолновые лучи, чем предохраняются половые органы от вредного действия лучей (Сецеров, 1912); возможно, что темная выстилка брюшины увеличивает поглощение тепловых лучей и нагревание области половых желез, что может сопровождаться повышением их жизнедеятельности.

Существенную роль, иногда очень большую, в теплопродукции рептилий может играть движение. По ряду моих определений, температура тела ящериц Lacerta viridis после быстрого бега может повышаться на 5—10° по сравнению с их температурой в состоянии покоя. Степень подвижности животных и ее влияние на теплопродукцию должны быть учитываемы при изучении экологии и эволюции рептилий. В процессе обмена веществ также вырабатывается теплота и повышается темпера-

тура тела рептилий (Benedict, 1932). По определениям Сергеева (1939), температура тела некоторых рептилий в естественных условиях колеблется в пределах 32—37°. Температура тела рептилий в очень большой степени зависит от температуры почвы и ее инфракрасной радиации.

Теплопродукция при движении под действием солнечной радиации и в процессе обмена веществ приводит к тому, что рептилии в период активной жизни днем имеют температуру тела в среднем около 35—36° (30—40°), т. е. такую температуру тела, как млекопитающие. Рептилии активно поддерживают температуру своего тела движением или, чаще и больше всего, греясь лучами солнца; зарываясь в песок, прячась в тень, они избегают перегревания. Приведенные нами данные о значении солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий могут иметь значение для понимания условий существования рептилий в различных ландшафтах не только настоящего времени, но и прошлых геологических эпох. Общепринятым является мнение, что в мезозойскую эру, когда рептилии достигали своего расцвета и господствовали на земле, в воздухе и воде, климат был теплым; это мнение основано на том, что рептилии, как пойкилотермные животные без собственной теплопродукции, в своем существовании целиком зависят от теплоты окружающей среды.

В свете наших данных для жизни рептилий не обязательно требуется высокая температура воздуха, которая поднимала бы температуру их тела до 35—40°; лучистая энергия солнца может нагревать рептилий до этой температуры при невысокой и даже низкой температуре воздуха. Если при температуре воздуха 4—5° температура тела ящериц на Эльбрусе достигала 34° под действием солнечной радиации, то подобное же явление могло происходить и в прошлые геологические эпохи не только в высокогорных, но и в равнинных условиях.

При рассмотрении эволюции рептилий, равно как и многих других животных, значение солнечной радиации и ее тепловое действие до настоящего времени не учитывались. А между тем, в свете приведенных нами данных, тепловое действие солнечной радиации могло быть очень мощным фактором в жизни рептилий прошлых геологических эпох, в их эволюции. Ввиду этого необходимо в палеоклиматологии учитывать режим солнечной радиации, а не только температуру и влажность, что делали до сих пор. Освещенность и ее значение в палеонтологии были предметом рассмотрения (Wilser, 1931). Режим солнечной радиации, облачность, густота и плотность облаков, длительность закрывания солнца облаками являются факторами огромного значения, игравшими нередко решающую роль в жизни прошлых геологических эпох.

Литература

1. Benedict F. G., The Physiology of large Reptilies with special reference to the Heat production of Snakes, Tortoises, Lizards and Alligators, Carnegie Inst., Washington, 1932.—2. Корзун В., Три года на Эльбрусе, Пятигорск, 1936.—3. Krüger P. u Duspiva F., Der Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. Biologia generalis, 9, 1933.—4. Mell R., Beiträge zur Fauna sinica. IV. Grundzüge einer Oekologie der chinesischen Reptilien und einer herpetologischen Tiergeographie Chinas, Berlin, 1929.—5. Mosauer V., The Toleration of solar Heat in Desert Reptilies, Ecology, XVII, 1, 1936.—6. Сергеев А., Температура пресмыкающихся в естественных условиях, ДАН СССР, 1, 1939.—7. Стрельников И. Д., Свет как фактор в экологии животных. 1. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных, Изв. Научн. ин-та Лесгафта, XVII—XVIII, 1934.—8. Wilser I. L., Lichtreaktionen in der Fossilien-Tierwelt, Berlin, 1931.

IMPORTANCE OF SOLAR RADIATION IN THE ECOLOGY OF HIGH MOUNTAIN REPTILES

I. STRELNIKOV

Laboratory of Ecology, Leshaft Scientific Institute

Summary

1. The thermal effect of solar radiation upon lizards and snakes was investigated in 1938 on the Elbrus mountain (Caucasus) at a height of 2200 m and 4000 m. Body temperature was measured by the thermoelectric method, the intensity of the solar radiation with the aid of Kalitin's pyranometer.

2. Under the action of a solar radiation of 1.58 g. cal. at an altitude of 2200 m the body temperature of Lacerta agilis exigua was found to rise from 21.9° to 41.1°C; the body temperature of the reptiles thus exceeded that of the surrounding air by 25°C. Within 15 minutes the body temperature rised by 20.8° and within 20 minutes by 24.2—22.5°; after this the lizard perished because of overheating, its body temperature being 46.0—47.1°C. (Fig. 2).

3. At high altitudes solar radiation reaches a great intensity. At a height of 4000 m, when exposed to a solar radiation of 1.72 g. cal. and 1.67 g. cal., the body temperature of Lacerta agilis exigua was found to rise from 5.2° up to 34.2°C, i. e. by 29°. The excess of temperature as measured in the abdominal cavity over that of the air (5°C) attained 29.2° (Fig. 1). The fact that the thermal effect obtained at an altitude of 4000 m surpassed that at an altitude of 2200 m, is due to a higher intensity of both direct and scattered solar radiation.

4. Scattered radiation also produces a thermal effect. The body temperature of a lizard kept in the shade was found to exceed the temperature of the surrounding air by 1.4—3.0—4.6°.

5. The temperature of lizards and snakes is different at the different parts of their body; the difference may reach 2.4 and even 7°C, according to the angle of incidence of direct solar rays and to the conditions of cooling.

6. At the mountain, at an altitude of about 3000 m and above, the air temperature but rarely attains 15°C or more. During night the temperature drops at such altitudes as low as to 5—0° even at the warmest season. Under these conditions the nocturnal body temperature of reptiles will be about 0—5°C, while at day time it may rise again up to 10—15°. With such a body temperature the life of the reptiles is utterly impossible.

7. Under these conditions the life of the reptiles is possibly only owing to the solar radiant energy which in the body of the animals becomes transformed into thermal energy; the body temperature of the animal is thus raised to a level permitting a normal course of the physiological processes. The intensity of solar radiation is an essential factor in the geographical distribution of the reptiles.

8. In accordance with the various thermal conditions of life in different environments the reptiles develop an adaptation in the form of the ability to maintain their vitality at varying body temperatures. In high-mountain reptiles die after their body temperature has attained 43—47°C; in reptiles of the Kara-Kum desert which live at a high air temperature, body temperature may rise up to 50°C (Phrynocephalus mystaceus) and up to 52—55.7°C (Scapteira grammica).

9. The thermal effect of solar radiation might have been a powerful factor in the life of fhe reptiles of the past geological epochs and in their evolution.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

ОЧАГОВОСТЬ ЧУМЫ НА ГРЫЗУНАХ В СВЕТЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

(К теории очаговости чумы)

Ю. М. РАЛЛЬ

Противочумная организация НКЗдрава СССР

Работы, проведенные в течение последних десятилетий, упорядочили наши представления об очагах энцефалита, чумы, туляремии и других трансмиссивных болезней. Этому весьма способствовало экологическое изучение вирусоносителей и всего комплекса природных условий, укореняющих инфекцию в данной местности.

Очагам и очаговости трансмиссивных болезней посвящена немалая литература, перечень и систематический обзор которой не могут найти места в нашем кратком сообщении. Укажем на работы противочумных деятелей — Н. А. Гайского, Д. А. Голова, И. Г. Иофф, Н. И. Калабухова, С. М. Никанорова, М. П. Покровской, В. Н. Федорова, Б. К. Фенюка, И. С. Тинкера, Элтона (Ch. Elton), Митчелла (J. Mitchell), Мак кой (Mc Coy), Ву Лиен-ти (Wu-Lien-Teh) и др.

Несмотря на создание картины очаговости, понимание общих основных черт ее еще не отличается единством. Неясны и употребляемые термины. Нам кажется, что назрела необходимость набросать хотя бы конспективную схему взаимоотношений факторов очаговости чумы, опираясь на литературные данные и на наш собственный опыт изучения некоторых очагов.

Напомним, что в ранний период изучения чумы наши соотечественники Д. К. Заболотный, И. И. Мечников, Н. А. Клодницкий выработали первые представления о природных очагах этой болезни, связанных с комплексом пустынно-степных условий и наличием грызунов — носителей вируса. Наряду с дальнейшим постепенным созданием правильной картины возникла точка зрения, утверждавшая, что появление очага возможно в любой местности, где присутствуют в достаточном количестве грызуны и куда случайно может быть занесен вирус чумы. Остальные эколого-географические факторы не имеют значения. То или иное расположение современных очагов чумы объяснялось делом случая, характером историко-географических связей между отдельными местностями или наличием временных барьеров для заноса вируса [7].

Однако изучение проявлений чумы заносной, преходящей, и чумы в пределах постоянного очага, а также явная привязанность очагов к определенным зонально-климатическим условиям противоречат указанным воззрениям. Наблюдения к тому же показали, что одного лишь присутствия носителей чумы недостаточно для возникновения очага. Для этого необходим такой комплекс эколого-географических факторов (факторов очаговости), который обеспечивает устойчивое существование характерного ценоза из вируса-переносчика-носителя.

Заимствуя принятую терминологию из работ по изучению таежного энцефалита, туляремии,— пункты местности с наличием факторов очаговости можно именовать экологическими очагами. Приуроченные к

пустынно-степной полосе (включая и нагорные степи) экологические очаги все же характеризуются экологическим комплексом, но не их географическим местоположением в тесном смысле слова. Понимание этого обстоятельства чрезвычайно важно и вытекает из сущности экологической науки, рассматривающей формы борьбы за существование и взаимоотношений организмов почти независимо от их видовой принадлежности и от нахождения данного биоценоза, например в Австралии или Америке [8]. Экологические очаги, конечно, не заполняют территории сплошь; они образуют своеобразную систему пятен, связанных с природной неоднородностью рельефа и почвенно-растительного ландшафта. Система эта весьма подвижна, хотя и трактуется порою как стойкие стационарные точки-фокусы [16], раз и навсегда возникшие на местности.

Изучение песков и степей юго-востока Европы дало множество убедительных примеров текучести эпизоотий чумы в пространстве, что породило теорию «ползущей чумы» [14, 12]. В песках это положение особенно наглядно. Сам рельеф песков крайне изменчив. Динамика рельефа быстро влечет перераспределение неглубоких грунтовых вод, коренную перестройку растительного покрова, а следовательно и животного мира отдельных участков. Оптимальные местообитания грызунов через год-два превращаются в сыпучие безжизненные пески. Об устойчивости экологических очагов-фокусов здесь говорить не приходится.

В обстановке монотонной степи изменчивость местообитаний носителей чумы более завуалирована: степь кажется однообразной, застывшей. Но всякий исследователь пустынно-степного ландшафта знает, что эта монотонность обманчива; он на каждом шагу находит характерные комплексы микрорельефа, почв, растительности, животных, наличие бугров и западин, то возникающих под влиянием ветра и ливней и превращающихся в овраги, то исчезающих бесследно.

В горном ландшафте теория постоянных экологических фокусов в особенности пленяет исследователя. Рассеченный рельеф, относительная неизменность характерных участков казалось бы способствуют здесь наличию стойкого экологического очажка чумы, укрытого в каком-нибудь горном ущелье, изолированного от смежных участков. Однако живая действительность противоречит такому предположению. Более того, те, пока еще скромные данные, которыми мы располагаем по высокогорным очагам Азии, свидетельствуют о преимущественной приуроченности энзоотических очагов к районам наиболее однообразных высокогорных степей, где местообитания животных ничем не защищены от постоянного мощного воздействия горных климатических факторов и от быстрого перераспределения в пространстве.

Устанавливая понятие относительной динамичности экологических очагов чумы, следует все же оценить и относительную устойчивость отдельных комплексов в крупных местообитаниях, являющихся временными центрами укоренения чумного вируса, откуда он расползается по округе и где он сохраняется в неблагоприятные периоды. Этот взгляд перекидывает мост между теорией «перманентно ползающей чумы» и теорией «экологических фокусов».

Практическое нахождение на местности оптимальных местообитаний с высокой плотностью грызунов (служащих обычно экологическими очагами) вполне доступно; изучение заключается не только в подсчете самих животных, а и в применении особого принципа обследования, хорошо сформулированного Н. Бируля [1]. Этот автор показал, что жизнь сусликов обеспечивается наиболее полно на стыках двух различных стаций, например сухой и влажной, где при минимуме передвижений животные находят себе различные условия существования.

Это положение заслуженно получило общее признание и применяется в изучении распределения многих грызунов; достаточно выделить характерные переходные зоны между стациями для нахождения пунктов с оптимальной плотностью.

Всю подвижную сеть экологических очагов на территории большого географического района удобно определить термином географический очаг, понимая под этим весь ареал, в пределах которого наблюдаются очаговые проявления чумы. Границы географических очагов всегда условны и, вообще говоря, соответствуют очертаниям зоогеографических участков.

Но что такое факторы очаговости, обусловливающие наличие экологических очагов чумы?

В основе проявлений чумы лежит жизнедеятельность самого чумного микроба (Pasteurella pestis — Bacillus pestis), неспособного к длительному существованию на неорганическом субстрате и весьма адаптированного к жизни в тканях организма носителей, обычно стерильных от других микробов-конкурентов. Не входя в обсуждение интересных микробиологических закономерностей, мы лишь подчеркнем, что не только сам факт наличия или отсутствия вирулентной палочки чумы, но и ее экологические свойства в различной степени могут обеспечивать поддержание очаговости, т. е. неопределенно долгого существования всей популяции микроба. Здесь мы имеем в виду быструю изменчивость микроорганизмов, своеобразие отдельных рас — штаммов, в особенности при пассажах через организм носителей, и не можем не придавать этому фактору большого значения при изучении затухших или внезапно возникших очагов чумы (возможные изменения экологической стойкости и патогенных свойств). Кроме того, мало выяснены иммунологические проблемы, связанные с процессами, протекающими в очаге. С этой оговоркой примем наличие вирулентного чумного микроба в качестве первого фактора очаговости.

Первые наблюдения Заболотного (1911) и классические исследования и сводки Ву Лиен-ти [2] с очевидностью убеждают в том, что чума — это природная болезнь грызунов, в которую иногда вовлекаются другие животные и люди. Существование чумы требует определенной плотности чумоносителей в пространстве и частоты их контакта между собой. Значение общей плотности грызунов в развитии экспериментальных эпизоотий было показано Топлеем (Topley [13]), а из советских исследователей — Калабуховым [6] и Тинкером [12], причем последние оперировали числовыми примерами из практики изучения спонтанных чумных эпизоотий на сусликах. Было оценено также значение динамической плотности грызунов, т. е. интенсивности передвижений и контакта между носителями в природе [11].

Высокая плотность носителей, очевидно, должна сохраняться во времени — быть устойчивой, иначе, разредив население грызунов в результате падежа, чума уже не найдет достаточного числа объектов для беспрестанного существования в живом организме. С другой стороны, для обеспечения динамической плотности — постоянного контакта животных, необходимо характерное размещение их в пространстве, относительно равномерное заселение территории. В противном случае отдельные далеко отстоящие скопления носителей послужат материалом лишь для кратких вспышек, обреченных на быстрое затухание. Возникнув на малых территориях, чума обычно самоликвидируется. Так мы подходим к другим естественным факторам очаговости — наличию грызунов с относительно высокой и постоянной численностью во времени и равномерно плотным расселением в пространстве. Условия эти не следует понимать буквально. Сезонно-годовые колебания численности носителей должны быть невелики, а точки скоплений

их — резерваты — разбросаны на местности довольно кучно, причем не исключается частое чередование высоких и низких плотностей. Содержание этих понятий и степень их относительности в подробностях рассмотрены в новейшей зоологической литературе.

В различных попытках построения графических схем очаговости чумы или туляремии до последнего времени наблюдалась характерная черта. Те или иные виды животных-носителей фигурировали именно как виды, но не как стадо, не как вся совокупность особей. Учитывались видовые особенности суслика или полевки, но не особенности их населения в целом. В результате этого подхода невольно вуалировалась самая существенная и подлинно экологическая сторона вопроса. Подчеркивая значение динамической плотности, мы переводим основное внимание на экологию стада, на тот простой факт, что совокупности из 100 мышей и из 1000 мышей экологически неравноценны, хотя они состоят из особей одного и того же вида.

Указанные факторы очаговости являются важнейшими экологическими звеньями в эпизоотических цепях. Еще Калабухов [6] пришел к четкому выводу, что снижение плотности грызунов до определенного уровня может вызвать затухание очага. Фенюк [15] справедливо считал, что для этого достаточно разрушения какого-либо одного звена, например непрерывности поселений основного носителя даже при условии неполного его уничтожения. В некоторых очагах фактор распределения в пространстве, видимо, приобретает исключительное значение. Новейшие исследования высокогорных очагов Тянь-Шаня показали, что вялые эпизоотии на сурках могут протекать при низкой плотности этих грызунов только в условиях степного типа их поселений (относительно равномерное распределение сурков и их нор по местности).

После этих указаний становится более понятным факт исторической адаптации чумного микроба именно к грызунам, взятым как стадо, а не только в качестве отдельных особей. Из всех млекопитающих (да и других животных) только грызунам присуща значительная плотность на обширных территориях. Но, исключая крыс (Rattus), о которых будет сказано ниже, основным условиям очаговости — стабилизации в числе и плотному распределению в пространстве — удовлетворяют лишь представители подсем. сурчиных (Marmotinae), а именно сурки — (Marmota), суслики (Citellus), луговые собачки (Cynomus) и африканские земляные белки (Geosciurus), некоторые представители подсем. песчанок (Gerbillidae) и отчасти сем. свинковых (Caviidae). Помимо относительного постоянства их стада и больших ареалов распространения (вымирание сурков — результат их недавнего истребления человеком) эти грызуны обладают и другой замечательной особенностью. Все они — типичные пустынные животные, обитатели открытых пространств и выработали способность сооружать глубокие норы. Особый стабильный микроклимат этих убежищ способствует стойкому существованию блох и клещей — переносчиков и хранителей чумы — даже при длительном отсутствии хозяина. Эта черта органически вливается в общий комплекс факторов очаговости.

В противоположность этому грызуны других видов, часто вовлекающиеся в чумные эпизоотии на сусликах, сурках, песчанках, либо постоянно малочисленны (тушканчики, хомяки и др.), либо же имеют крайне неустойчивую динамику численности, от почти полного исчезновения до вспышек массовых размножений. Таковы многие мышевидные (Muridae), зайцы (Leporidae) и др. Периоды депрессий у мышевидных довольно велики, и возникшие на них чумные эпизоотии не имеют никаких шансов на длительное поддержание и образование очагов чумы. К тому же образ жизни этих эфемерных грызунов резко отличается от образа жизни основных носителей; в частности, у них отсутствуют

глубокие норы в связи с иными способами защиты в местообитаниях закрытого типа. Наиболее многочисленные представители мышевидных (мыши, полевки) играют тем не менее важную роль во всех очагах мира в качестве посредников между основными носителями и человеком. Однако ни в одном географическом очаге мышевидные не выступают виновниками чумной энзоотии.

На особом месте в нашей классификации грызунов — носителей чумы стоят крысы (представители собственно Rattus) — древнейшие виновники чумных эпидемий в странах жаркого пояса и в портовых городах. Эпизоотологическое значение крыс, этих типичных синантропов, как нам кажется, обусловлено социальной деятельностью человека. Не считая небольших районов Индии, где крысы обитают вне селений человека, все крысиные очаги чумы связаны с населенными пунктами и их окрестностями. Создание множества искусственных убежищ с запасами корма и оптимальным микроклиматом для самих крыс и их паразитов привело к стабилизации динамики численности этих грызунов и возникновению очагов крысиной чумы. Мы выражаем уверенность в том, что при полном выключении человека из степных очагов чумы в их эпизоотологии не произойдет существенных изменений; при полном прекращении деятельности человека (с исчезновением его жилищ и складов) в очагах крысиной чумы — они неизбежно затухнут. Вот почему крысы не могут стать факторами «дикой» чумы — «Sylvatic plague» (по терминологии английских эпидемиологов).

Все эти соображения позволяют присоединить к обязательным элементам комплекса факторов очаговости, помимо наличия чумного микроба, присутствие определенных носителей — грызунов с относительно устойчивой величиной стада и равномерным распределением в пространстве, каковыми, в основном, являются сурки, суслики, песчанки.

Выяснению следующего экологического фактора очаговости способствуют большие достижения паразитологии чумы, в том числе капитальные работы советских паразитологов (Иофф [5]). Несмотря на высокую контагиозность (заразительность) чумы, эта инфекция все же требует особых условий контакта для внедрения в организм через неповрежденные покровы тела. Легочная форма чумы с прямым выделением вируса наружу при дыхании встречается у грызунов сравнительно редко. Обычно же чумные микробы находятся глубоко в тканях и поступают в кровяное русло больного животного лишь незадолго до его гибели. Многочисленные эксперименты показали, что совместное содержание здоровых и зараженных чумою животных само по себе, без посредства кровососущих паразитов, далеко не всегда приводит к передаче болезни, даже в случае поедания трупов (Коробкова [9]). Прямые наблюдения и находки в природе блох и клещей, содержащих чумный вирус, экспериментальное заражение укусами этих паразитов здоровых животных, факты исключительно длительной сохраняемости вирулентной чумной палочки в организме блох — отчетливо показали роль этих переносчиков и хранителей в поддержании очаговости чумы. Достаточно сопоставить с этим указанное выше наличие глубоких нор грызунов с паразитами, чтобы понять значение этих убежищ при перебегании животных из норы в нору. Не входя в детали этого вопроса, мы можем утверждать, что наличие определенных видов блох при некотором числе их особей (блошиный индекс) является одним из обязательных факторов очаговости чумы.

Подробности экологии микроба, носителей и переносчиков могли бы обрисовать нам сложнейшую картину внутриочаговых закономерностей. Изменение сезонного образа жизни грызунов, значение периодов расселения их молодняка, зимняя спячка с особой латентной формой инфекции, роль хронических заболеваний, динамика паразитов и т. д. пока-

зали бы местные конкретные особенности очагов. Однако мы вправе считать, что эти особенности не имеют самостоятельного значения и развертываются под контролем климата в различных направлениях, но в зависимости от основных экологических факторов. К последним мы относим: 1) наличие вирулентной палочки чумы с ее вариантами, 2) наличие определенных видов грызунов-носителей с ненарушенной природной динамикой численности и плотности, 3) наличие определенных видов кровососущих переносчиков, состав и экология которых до известной степени автономны от первых двух факторов. Последнее указание становится понятным, если учесть, что в биоценозе одного и того же строения экология блох в двух местностях может стать резко различной, в силу особенностей микроклимата нор — их основных убежищ.

Уже последний пример напоминает нам о существовании факторов очаговости более общего значения в виде географической широты, климата, рельефа, характера почв и растительного покрова, которые образуют широкий фон для сочетания узких факторов очаговости. Позволим себе назвать их географическими факторами, включая в это число почвы и растительность, как дериваты климата и рельефа.

Фактический материал по изучению мировых очагов чумы на грызунах позволяет провести северную границу их общего ареала. Эта граница достигает 51° с. ш. в Северной Америке и Восточной Азии и 49° в Восточной Европе, колеблясь в пределах 50° с. ш. [5, 10]. Положение южной границы неясно. В указанной зоне (умеренного пояса) преобладает континентальный климат засушливых степей и пустынь со средней температурой наиболее теплого месяца свыше 22° и с количеством осадков, недостаточным для древесной растительности. Среди огромных пустынных равнин Азии разбросаны и хребты с высокогорными очагами чумы, климат которых также не составляет исключения по признаку сухости, так как при своей кажущейся влажности он все же ведет к образованию степных почв, не усваивающих твердые осадки (снег, град) при недостатке тепла.

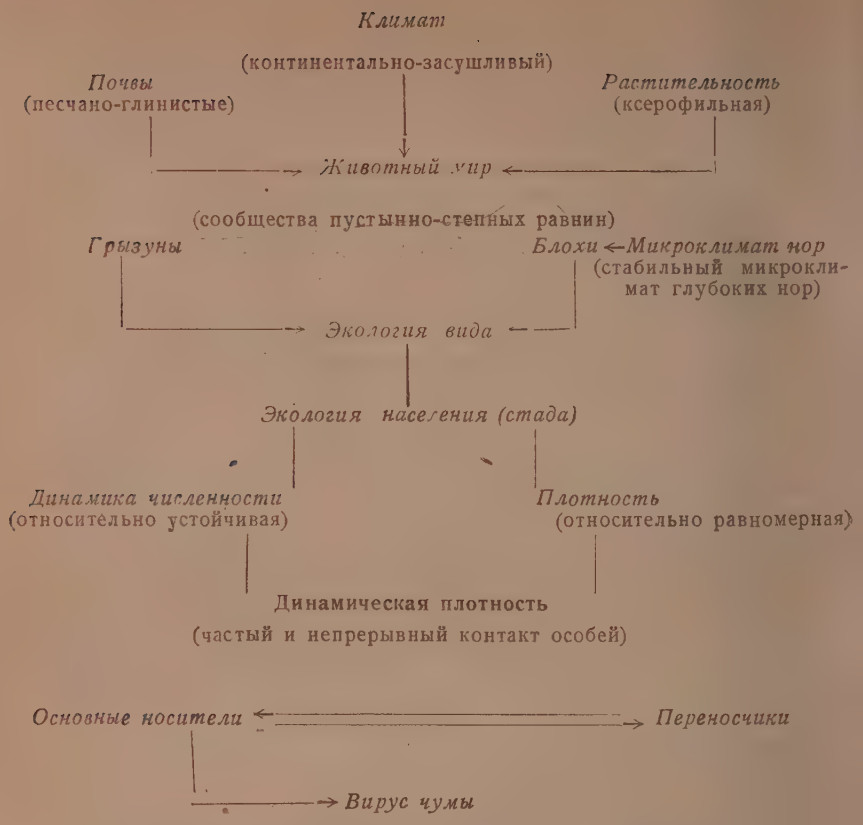
Можно считать, что очаги чумы приурочены к плакорным или холмистым равнинам (даже в горном ландшафте), территория которых обычно сложена песчано-глинистыми и каменистыми грунтами (вплоть до настоящих песков или глин) и отличается слабым развитием почвенного покрова и относительно глубоким залеганием грунтовых вод. Для этих равнин характерна разреженная ксерофитная полынно-злаковая и солянковая растительность.

Особняком от тех или иных факторов стоят характерные социальные условия, все же до некоторой степени находящиеся под контролем географической среды. Нельзя не обратить внимания на преобладание пастбищно-скотоводческого уклона в хозяйственной деятельности человека на территории старейших очагов чумы, что определяет сравнительно слабое и одностороннее воздействие на природный ландшафт, фауну и экологию чумоносителей, прежде всего — на их стадные закономерности.

Вот тот широкий фон, который определяет общие возможности возникновения географических очагов чумы в пределах указанной широтно-климатической зоны — Zona pestica.

Трудами плеяды советских эпидемиологов и зоологов в эти факторы вложено живое содержание, уничтожающее загадку географии чумы и показывающее теперь, почему эти и только эти условия могут обеспечить очаговое существование чумного ценоза.

Чума теплолюбива, она приурочена к жаркому и умеренному поясу, для нее важны условия сухости климата. Ведь именно при этих условиях возникают такие сообщества с группами чумоносителей и паразитов, которые, как мы видели, необходимы для создания очаговости.



Взаимосвязь основных эколого-географических факторов в очагах чумы

Будучи надежно защищен в теле животного или блохи от прямого воздействия климата, чумной микроб испытывает его влияние другими, косвенными путями. Для существования очагов чумы необходимы стада сурков, сусликов, песчанок, луговых собачек или свинок (в условиях Южной Америки). Но эти пустынно-степные формы могли эволюционно возникнуть и расселиться только в биотопах сухих равнинных просторов. Являясь производными климата, эти биотопы, естественно, заключены в определенных климато-географических пределах. Так разнообразные биологические и географические факторы сплетаются в один эколого-географический комплекс, не все черты которого одинаково отчетливы, но общая картина которого довольно ясна.

Хотя мы и обозначаем всю выделенную географическую область как Zona pestica, но не следует думать, что в ее пределах проявления чумы всюду одинаковы. В наиболее оптимальных условиях жарких и теплых пустынь и степей очаги отличаются своей интенсивностью, беспрестанными эпизоотиями на сусликах, песчанках, перебрасывающимися с места на место.

На границах оптимального экологического комплекса течение чумы принимает своеобразные, иногда неустойчивые, формы. Так, чрезвычайно интересны новейшие данные и идеи, полученные при изучении высокогорных очагов Тянь-Шаня. Здесь, в суровом климате снежных бурь и холода, в высокогорных степях, напоминающих скорее тундры, чумные очаги медленно тлеют в сурках. Все внутриочаговые процессы текут

здесь медленно, что связано с малоподвижностью самих носителей, слабой активностью блох в суровом микроклимате нор. По образному выражению И. И. Иофф и Н. П. Наумова, мы имеем здесь дело с «замороженной чумой».

Наконец, среди этой зоны имеются и обширные участки, лишенные очагов из-за неполноты действующих в них экологических факторов очаговости.

Следовательно, из сухопутной территории земного шара выделяются две зоны; в первой из них чума может принимать очаговый характер, во второй это невозможно. Однако и первую зону по отношению к чуме можно разбить на три категории: 1) действующие очаги, 2) потенциальные очаги и 3) стерильные местности.

В одних потенциальных очагах факторы очаговости также имеют место и хорошо выражены. В случае заноса сюда чумного вируса в достаточном количестве здесь возникают действующие очаги. В соответствии с указанными представлениями Н. И. Калабухова, отсутствие чумы в этих местностях определяется исторической случайностью, иногда — наличием временного барьера для проникновения инфекции. Одним из наиболее изученных примеров может служить калифорнийский энзоотический очаг, куда чума была занесена в 1905—1906 гг. портовыми крысами, а затем прочно укоренилась на степных грызунах (преимущественно сусликах Citellus beechey), приняв вполне характер Sylvatic plague [Мейер (Meyer), 1936—1938; Ивенс, Уилер и Дуглас (Evans, Wheeler a. Douglas), 1943].

Подобные примеры должны предостерегать нас от беспечного и излишне теоретического отношения к возможным потенциальным очагам чумы, требующим неослабного внимания и контроля, как это и подчеркивал Калабухов [7]. Условия мировой войны могут легко способствовать расширению территории некоторых действующих очагов чумы и разжиганию потенциальных. В потенциальных очагах чумы другого типа имеется неполноценный комплекс факторов (например низкий блошиный индекс, временное снижение численности грызунов в результате борьбы). Комплекс этот может быть более или менее быстро пополнен.

Занос вируса в стерильные местности может вызвать преходящую вспышку без укоренения чумы (как и в любой точке земного шара, где имеются грызуны-носители). В стерильных местностях некоторые факторы очаговости совсем отсутствуют (например основные носители). В этом смысле можно говорить о факторах стерильности. При наличии чумоносителей эти факторы могут заключаться в слишком низкой или неустойчивой численности их, гнездном расселении в пространстве и т. п.

В связи с предлагаемым делением возникает вопрос о типах барьеров между действующими и потенциальными очагами и, в противоположность этому,— о типах связи между ними. Очевидно, что такими барьерами могут служить либо механические преграды (моря, крупные реки, горные хребты), либо биотические препятствия (стерильные зоны с отсутствием факторов очаговости).

Возможные формы инфекционного контакта между очагами принадлежат к двум типам — постепенной эстафетной передаче от зверька к зверьку, от очажка к очажку, и передаче заносного характера, преодолевающей иногда сразу большие расстояния. Второй тип передачи, связанной с большим количеством случайностей, мало вероятен для очагов чумы на грызунах.

Такова самая сжатая схема очаговости чумы на грызунах, которая, будучи положена в основу дальнейшей разработки, может иметь полезное значение в вопросах изучения всей сложной проблемы очаговости трансмиссивных болезней и борьбы с ними.

Литература

1. Бируля Н., Экологические закономерности распределения малого суслика в пространстве, Сб. Н.-и. ин-та зоол. МГУ, № 3, 1936.—2. Wu-Lien-Teh, Chun I, Pollitzer R. a. Wu C., Plague, Shanghai, 1936.—3. Заболотный Д., Причины эндемичности чумы на юго-востоке СССР, Сб. Чума и причины ее эндемичности, изд. Гос. Ин-та эксп. медиц., 1926.—4. Evans F., Wheeler C. a. Douglas J., Sylvatic plague studies, III, Journ. Infect. Diseas., 72, 1.— 5. Иофф. И., Вопросы экологии блох в связи с их эпидем. значением, Пятигорск, 1941.— Калабухов Н. Плотность заселения сусликами чумных районов С.-К. края и возможность сплошной очистки от сусликов, Труды по защите растений, сер. IV, вып. 2, 1932.—7. Он же и Раевский В., Экологические особенности в жизни малого суслика и закономерности в развитии чумной эпизоотии, Вестн. микроб., эпидем. и паразит., т. XV, вып. 1, 1936.—8. Кашкаров Д., Основы экологии животных, Медгиз, 1938.— 9. Коробкова Е., Механизм чумной инфекции per-os, Тр. I Всес. противочумн. совещ. в 1927 г. в Саратове.—10. Meyer K., The Sylvatic Plague Committee, I rep.; Amer. J. Publ. Health, 26, No. 10, 1936; 2 rep.: там же, 27, No. 8, 1937. 3 rep.; там же, 28, No. 10, 1938. (По И. Иофф.)—11. Ралль Ю., Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадях, Зоол. журн., т. XV, вып. 3, 1936.—12. Тинкер И., Эпизоотология чумы на сусликах, изд. Рост. п/Д. противочумного ин-та, 1940.— 13. Topley W., Three Milroy lectures on experim. Epidem. Lancet, XX, 6—13, 1926.— 14. Федоров В., Эпизоотология чумы на песчанках, спец. изд. Сарат. ин-та микроб., 1939.—15. Фенюк Б., Экологич. факторы очаговости чумы, тезисы докладов Совещания по паразитол. проблемам, 1939.—16. Фолитарек С., Результаты зоологич. работ по изучению высокогорных очагов чумы, докл. совещ. при Фрунзенской ст., 1943.

FOCALITIES OF THE PLAGUE OF RODENTS FROM THE VIEW-POINT OF ECOLOGY AND GEOGRAPHY

JU. RALL

Plague-control Service of the Commissariat of Public Health

Summary

In the present paper an attempt is being made to substantiate the theory of the focality of the silvatic plague type.

For its life activity the microbe which causes this disease requires large amounts of fuel in the form of a multitude of homoiothermal animals. In order that the foci persist, a stable numerical composition and an uniform spatial distribution of the carriers of the infection are necessary. All these conditions are fulfiled only by representatives of the groups Marmota, Citellus, Cynomus, Geosciurus, Gerbillidae and Cavidae. Aside from the ecological peculiarities of their accumulations (populations) pointed out in this paper, these rodents inhabit deep holes in which the fleas, known to be the vectors of this disease, may survive under any climatic conditions. The foci of the rat-plague owe their existence to the activity of man, and have therefore no bearing upon our scheme. Along with certain species of rodents, to the agents responsible for the focality of the plague belong also certain fleas, provided they are present in sufficient quantities. The coenosis of the virus plague-vector may exist only in a zone dry plains not beyond 49—51° N. lat., which is actually observed. This accounts for the geographical limitation of the plague within a given zone, the so-called Zona pestica. Within the territory of Zona pestica geographical foci of the plague are spread. Over the rest of the globe territory only short outbreaks due to importation are possible. Throughout the area of the geographical focus mobile ecological foci are scattered, and these are the real centres of the plague focality.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

АККЛИМАТИЗАЦИЯ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. М. БЕРГЕР

Западносибирская зональная охотнопромысловая станция

От берегов полярного бассейна до границ среднеазиатских республик простирается обширная территория Западной Сибири. Разнообразие мест обитания этой области обусловливает разнообразную фауну, среди которой нередки и эндемики. Между тем запасы ряда видов истощаются (соболь, сурок), а некоторые виды исчезли совсем (бобр). Наличие же свободных ниш в составе биоценозов создает широкие возможности для проведения мероприятий, связанных с реконструкцией фауны. Потребность в увеличении пушных ресурсов явилась главным стимулом к осуществлению работ по акклиматизации ценных пушных зверей.

В настоящей статье дается краткая характеристика распространения, состояния и численности акклиматизируемых в Западной Сибири пушных зверей.

Ондатра (Ondatra zibethica L.)

Первые робкие шаги по акклиматизации в Сибири этого зверька были предприняты в 1929 г. Более широкий масштаб работы получили в период 1935—1940 гг. Ондатра выпущена в различных ландшафтных зонах Западной Сибири. В результате выпуска и позднейшего самостоятельного расселения зверей в настоящее время ондатра заселила большинство основных водоемов Сибири.

Западным районом ее распространения являются многочисленные озера Барабинской лесостепи и прибрежные участки медленно текущих рек этой области — Чулыма, Каргата, Омки, Багана и др.

Южным районом выпуска ондатры являются берега рек Бурла, Карасук, Кулунда, а также озер, находящихся по водоразделам упомянутых рек. К юго-востоку она обитает в озерах ленточных боров, которые расположены вдоль р. Обь. Ондатра, выпущенная в Ойротии по р. Лебедь, разошлась по ее притокам — рекам Тюлема, Кокаиха, Артай, появилась на рр. Уймень, Пыж и проникла в Горный Алатау на рр. Кондома, Мрасса и их притоки Каура, Мунжу и др.

В пойме Оби ондатра водится около Быстрого истока, Колывани, Кожевникова, Шегарского; крайней северной точкой выпуска является р. Ларьеган около с. Александровское.

Кроме поймы Оби, ондатра распространена по притокам реки и впадающими в них мелким речушкам. По левобережью Оби она акклиматизировалась по рр. Алейка, Барнаулка, Космела, Чая, Бокчара, Парабель, Чузик, Кенга, Алта, Васьюган, Чижапка и Салат. По правобережью Оби ондатра выпущена по рр. Бердь, Ина, Томь, Чулым, Кеть (и более мелким притокам — Чичкаюлу, Орловке, Лисице) и, наконец, по Тыму и в системах озер, расположенных в долинах упомянутых здесь

рек. В Нарыме зафиксировано неоднократное появление в единичных экземплярах ондатры в сфагновых и моховых болотах.

На востоке ондатра выпущена на оз. Белое, откуда она проникла на приток Енисея — р. Сереж. Расселена она главным образом по Енисею и его притокам. В пойме Енисея ондатра выпущена в Казачинске, у Назимова, вблизи Туруханска, около Игарки; наиболее отдаленной точкой выпуска является Дудинка. На левобережье Енисея ондатра обитает по р. Кемь, по ее притоку Сочур, на рр. Сым и Елагуй. На правобережье Енисея ондатра водится по рр. Кан, Усолка (приток Тасеева, впадающего в Ангару), Подкаменная Тунгуска и ее притоку Чун, и, наконец, по Нижней Тунгуске около Б. Порога, на ее притоке Виви и у фактории Мурукта.

Всего в водоемы Новосибирской области из Северного края и Карелии завезено 1876 экземпляров ондатры. Отловлено и расселено внутри области 6243 ондатры. В Алтайский край из Новосибирской области завезено 1300 ондатр, расселена она в 12 районах края. В Красноярском крае ондатра выпущена в 12 районах. Из Северного края завезено 300 экз., из смежных областей 300 экз. и расселено внутри края 1580 экз.

К настоящему времени ондатра расселилась в Западной Сибири довольно широко. Она заняла большинство пресных водоемов Барабинских и Кулундинских степей. Большое количество гнездопригодной площади, которая состоит из прибрежных зарослей озер, займищ, болот, создает благоприятные условия для обитания ондатры; она расселяется преимущественно в тростниковых, рогозовых, трифолевых, осоковых и смешанных из этих растений лабзах (сплавинах), строя здесь свои жилища. Излюбленными местами обитания ондатры являются густые и богатые заросли водных растений, прибрежные зоны рек, протоков, стариц. Места эти изобилуют вахтой, кубышкой, трилистником, лилиями и другими болотно-водными растениями, составляющими кормовой рацион ондатры.

Ондатра — плодовитый зверек. Между тем рост поголовья ее ограничивается определенными условиями, связаными со средой обитания. В условиях Западной Сибири изменение численности популяции ондатры обусловливается различными индикаторами. Важнейшим фактором, лимитирующим рост стада ондатры по рр. Обь, Енисей, является кормовая база. При значительной численности этого животного сравнительно небольшие заросли прибрежной зоны водоемов быстро истощаются, что вызывает уменьшение его поголовья.

В условиях Барабинской лесостепи специальными исследованиями установлено, что большое значение для роста поголовья ондатры имеет эпизоотия туляремии, которой подвержено это животное. Немаловажное значение в регулировании численности стада ондатры имеет промерзание водоемов, вследствие чего зверек оказывается часто изолированным от жилища и кормовой базы. Чрезвычайно важным в условиях равнинной тайги фактором, влияющим на плотность зверька, является наводнение, вследствие которого заливаются места обитания ондатры; она спасается только на более высоких местах. Наводнения иногда совпадают во времени с появлением молодняка, который гибнет.

Как уже установлено, при нормальных темпах размножения зверька в новых условиях первые два-три года ондатра дает заметный прирост; при отсутствии эксплоатации в дальнейшем в стаде наступает некоторая разреженность. Следовательно, плотность популяции ондатры находится в прямой зависимости от регулирования стада, которое должно осуществляться в первую очередь правильной организацией промысла. За последние годы в Западной Сибири отловлено следующее коли-

чество ондатры: в 1938 г.— 5 тыс., в 1939 г.— 21 тыс., в 1940 г.— 38 тыс., в 1941 г.— 62 тыс.

Бобр (Castor fiber L.)

Идея об акклиматизации бобра в Западной Сибири возникла еще в 1935 г., когда были специально подысканы соответствующие участки, необходимые для его обитания. В 1941 г. в Воронежском бобровом заповеднике было взято 30 экз. зверька, которые в небольших деревянных клетках были перевезены в Сибирь. Несмотря на неблагоприятные условия в пути следования (жара, отсутствие условий для купания в вагонах, мошка, комары на р. Обь), при перевозке погибло только два бобра (повидимому, от желудочных заболеваний), а остальные благополучно прибыли на место, предназначенное для их выпуска.

Бобры были выпущены на одном из притоков Нюрольки — р. Б. Кагаль, имеющей медленное течение; по речке часто встречаются озера старицы, много омутов глубиной в 10—11 м. По берегам реки тянутся березово-осиновые насаждения, на верховьях Б. Кагаля есть лиственные согры, в среднем течении имеются островки «черной» тайги с кедровником.

Наблюдения над выпущенными бобрами показали, что с первым подъемом воды произошло расселение; большая часть бобров подобрала себе новые участки и стала строить хатки. В течение года бобры разошлись примерно на 65 км от места выпуска. Летом 1942 г. было отмечено появление молодых, устройство плотин. Сказанное свидетельствует о том, что начало акклиматизации было проведено успешно и есть предпосылки для дальнейших успехов в этом направлении.

Заяц-русак (Lepus europaeus Pall.)

Акклиматизация зайца-русака в Западной Сибири проведена в пяти районах. Впервые весной 1935 г. 200 русаков, привезенных из Башкирии, были выпущены в Присалаирье, по р. Бердь, в Маслянинском районе, Новосибирской области. Места выпуска представляют собой расчлененную равнину со значительно разветвленной гидрографической сетью. Растительность по отдельным участкам не одинакова: на востоке располагается черневая тайга, к западу идет полоса разреженных лесов с березой, осиной и ивами, которые затем постепенно переходят в разнотравно-луговую степь.

В Красноярском крае заяц-русак был выпущен в 1938 г. в количестве 119 экз. в Минусинском районе, в 1939 г. в количестве 56 экз. в Емельяновском районе и 115 экз. в Уярском районе. Около Минусинска русак обитает в лесостепных, высоких плато, местами покрытых невысокими холмами. В речных долинах встречаются березовые колки и заросли ив. В Уярском и Емельяновском районах рельеф местности холмистый, с общим уклоном к северу. Лесные и кустарниковые насаждения также разбросаны небольшими островками, а открытые места заняты пашнями и лугами.

В Алтайский край русака завезли в 1939 г., причем весной выпустили 90 экз., а осенью 92. Выпуск произведен в 40 км от г. Бийск около с. Буланиха. Рельеф местности равнинный со слабо выраженной холмистостью. Растительный покров характеризуется сочетанием степных и лесных элементов. В пониженных пойменных террасах развиты заросли ив и реже березы. Большие пространства распаханы, а в неглубоких впадинах находятся луга.

В новых условиях заяц-русак акклиматизировался, но популяция его растет не равномерно. В Минусинском районе численность его возрос-

ла до промыслового значения, а в остальных районах она значительно сократилась. Основной причиной, обусловливающей уменьшение поголовья русака, является глубокий снег, который затрудняет его передвижение, вследствие чего он становится достоянием хищников (главным образом лисиц, стадо которых с момента выпуска русака во всех этих районах сильно возросло). Характерно, что рост популяции русака находится в прямой зависимости от изменения численности зайца-беляка. Несмотря на уменьшение численности зайца-русака, можно считать установленным, что завезенный из Башкирии и Татарии в Сибирь заяц-русак вполне удовлетворительно акклиматизировался и расселился на расстоянии до 100 км и более. В Минусинском и Маслянинском районах его промышляют.

Белка телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus Pall.)

Выделенная в особый подвид телеутка как промысловый объект представляет большой интерес. Обитая в сосновых борах, обособленных от массивов тайги, неприхотливая в кормах, она отличается сравнительной оседлостью. Из-за ценной пушной шкурки она явилась объектом широкой акклиматизации. В пределах Западной Сибири белка-телеутка выпущена в 1935—1940 гг. в лесные дачи, расположенные по течению Оби ниже Новосибирска (189 телеуток). Лесные дачи представлены чистыми сосняками, шириной 1—4 км, которые тянутся по правому берегу Оби. Между гривами лежат низины с сограми, растительность которых состоит из осинника, березняка и густых кустарников из калины, рябины, смородины и др.

Значительные операции по выпуску телеуток в новые места были произведены в 1939 г. 46 белок-телеуток выпущено в Харинский бор в Маслянинском районе Новосибирской области и 65 — в этом же районе в Чупинскую лесную дачу. Оба бора расположены по р. Бердь. Насаждения состоят из сосны с примесью березы, осины.

В этом же году 203 белки-телеутки были выпущены в пределах Красноярского края. Распределены они были следующим образом: 152 белки выпущены в Инском и Луговском борах Минусинского района и 51 белка в Шушенском и Карагатском борах Ермаковского района. Боры обоих районов смыкаются между собой и имеют вид сухих боров эоловых всхолмлений. Сосняки здесь хорошо плодоносят и в борах обильно произрастают грибы, столь необходимые, наряду с семенами хвойных, для кормов телеутки. Боры имеют богатый травянистый покров и густой подлесок, состоящий из таволги, рябины, калины и прочих кустарников.

В Алтайском крае в 1939 г. в Кулундинском бору выпущено было 175 экз. и в 1940 г. дополнительно в этот же бор 200 белок. Бор тянется узкой полосой с юго-запада на северо-восток. Своей восточной частью он приближается к правому берегу Оби около дер. Шелаболиха. Кулундинский бор лежит ниже окружающей степи и поэтому он как бы тонет в степных пространствах.

Произведенные учеты белки-телеутки в ряде новых мест подтверждают хороший рост поголовья, что свидетельствует о том, что телеутка приспосабливается к новым условиям обитания. После проведенного учета заготовительные организации в большинстве мест выпуска приступили к промыслу белки-телеутки, согласно установленному для каждого района плану.

Сурок (Marmóta baibacina Kast.)

В прошлом сурок был широко распространен в пределах Ойротии, но в последнее время он остался только в Кош-Агачском аймаке. Исследованием установлено, что исчезновение сурка связано с хищни-

ческим способом его промысла. В целях восстановления стада этого животного в 1937 г. в Онгудайский и Элекмонарский аймаки были завезены и выпущены в подходящие стации 234 сурка.

Летом 1941 г. было произведено тщательное обследование сурка в новых условиях. Общая численность запасов сурка в Онгудайском аймаке равнялась 4000 экз., а в Элекмонарском аймаке — 2000 экз. Во время обследования мест выпуска сурка установлено, что в отдельных очагах выпуска сурок расселился на значительное расстояние. Так, в Элекмонарском аймаке он перешел на северные и северо-западные склоны, примыкающие к р. Эдиган, а из Онгудайского аймака проник в Шебалинский аймак.

Общая численность (плотность) сурка в этих аймаках после выпуска восстановилась и достигла промыслового значения. Это позволило в 1942 г. приступить к планомерной эксплоатации сурка.

Американская норка (Lutreola vison Leist.)

Ввезенная в СССР до 1930 г. американская норка была объектом разведения в зверосовхозах.

В Новосибирскую область в период 1937—1940 гг. было завезено 252 норки. Связанная по образу жизни с пресными водами, норка была выпущена в Сибири по следующим таежным речкам: на р. Нюролька, правом притоке р. Васьюган,—75 экз., на р. Чичка-юл, правом притоке р. Чулым,— 81 экз., на р. Лисица, правом притоке р. Кеть,— 96 и на р. Васьюган, левом протоке Оби, за счет внутреннего расселения,— 14 экз.

В Алтайском крае с 1937 по 1940 г. выпущено 113 норок, которые размещены таким образом: по р. Уймень, левому притоку р. Бия,—68; по р. Чарыш, левому притоку Оби,—32 и за счет внутреннего расселения по р. Усть-Кан, притоку р. Чарыш, 13 норок.

По Красноярскому краю с 1937 по 1940 г. выпущено 628 норок: по р. Кандат, притоку Ини, впадающей в р. Чулым, выпущено —79 экз.; по р. Кемчук, притоку Чулыма,—197; по р. Кемь, притоку Енисея,—88; по р. Сым —73 и по р. Мендель, притоку Кеми,—191.

По имеющимся сведениям американская норка в Западной Сибири вполне акклиматизировалась. Произведенный в 1940 г. в Нарыме и Алтае опытный отлов американской норки полностью подтвердил успешность ее акклиматизации. Установлено, что наиболее благоприятными местами обитания норки является берега рек с кедрачом и увлажненной почвой, пади, болотца, а также густые заросли вейника, расположенные на песчаной почве. В обоих типах угодий изобилуют полевки, обеспечивающие норке кормовую базу.

По собранным в течение двух лет фекалиям американской норки в Ойротии и по р. Кемь был установлен следующий видовой состав ее кормов в процентах: водяная крыса 14,1; мелкие грызуны (полевки) 43,6; землеройки 3,9; заяц 5,1; белка 2,6; насекомые 10,2; рыба 7,7; горностай 1,3 и растительные остатки 11,5. Из этих показателей видно, что наибольший удельный вес в кормовом режиме американской норки имеют грызуны — 65,4%; при этом подавляющее число из них падает на вредных грызунов.

Американская норка одинаково удовлетворительно приживается как в горной, так и в равнинной местностях. Однако численность поголовья норки быстрее восстанавливается в горной стране. Это объясняется тем, что одним из основных факторов, влияющих на рост популяции норки в равнинной тайге, является размер весеннего половодья; последнее обычно совпадает с наличием выводков, обитающих в стациях, которые заливаются водой, вследствие чего молодняк погибает.

Проведенные учеты зверьков в Ойротии подтверждают необходимость эксплоатации его на шкурковую продукцию.

Соболь (Martes zibellina L.)

В прошлом в пределах Алтая соболь был распространен довольно широко, но в последнее время в преобладающей части этой горной страны он исчез. В ряде аймаков Ойротии его нет теперь совершенно и только в Элекмонарском аймаке он изредка встречается. Такое резкое сокращение ареала распространения зверька явилось стимулом для вывоза туда соболя, причем был взят более ценный подвид — баргузинский соболь.

Впервые этот ценный зверек был завезен в 1940 г. из Иркутской области в количестве 40 экз. Выпустили соболей в Онгудайском аймаке по р. Б. Сумульта. Район р. Сумульта изобилует скалами, осыпями, щебнями. Тайга, захламленная валежником, богата различными ягодниками, присущими алтайской флоре. Исследования местной фауны свидетельствуют о том, что кормовая база соболю вполне обеспечена. Перспективы расселения соболя по р. Сумульта весьма широки. Он может проникнуть в ряд смежных районов, не встречая на своем пути серьезных препятствий. Многочисленные наблюдения за выпущенным соболем дают материалы, свидетельствующие об удовлетворительном размножении соболя в новых местах.

Второй выпуск соболей, привезенных из Бурят-Монголии, произведен в 1940 г. в Нарыме, на территории Нюрольской производственно-охотничьей станции. Исследования фауны Нарыма свидетельствуют о полном отсутствии каких-либо очагов или пятен в естественном распространении соболя, однако нельзя сказать, что соболя в Нарыме нет совершенно.

Выпуск соболей произведен в апреле и мае. В первые дни после выпуска соболям давалась подкормка, были организованы наблюдательные пункты. Богатый состав фауны, особенно грызунов, а также разнообразная орнитофауна должны вполне обеспечить соболю в Нарыме кормовую базу.

Дальнейшие наблюдения за этим ценным зверьком в столь отдаленных и трудно доступных условиях дадут материалы, по которым можно будет судить о степени его акклиматизации в новых условиях.

Уссурийская енотовидная собака (Nycterentes procyonides Gray)

Обитающая на Дальнем Востоке, к югу от р. Амур, енотовидная собака завезена была в 1932 г. в Новосибирскую область для содержания ее в совхозах; отсюда она была взята для вольного выпуска.

Уссурийская енотовидная собака была выпущена в количестве 26 экз. осенью 1935 г. в Новосибирской области, в Асиновском районе по р. Чичка-Юл, притоку Чулыма. По Алтайскому краю выпуск совершен в трех точках: в 1934 г. 29 экз. в Онгудайском аймаке по р. Кадрино (один из притоков р. Катунь), осенью 1935 г. 30 экз. в Турочакском аймаке по р. Байгол (приток р. Лебедь) и 30 енотовидных собак в Чойском аймаке по р. Уймень у устья р. Юзель.

Современное состояние поголовья уссурийской енотовидной собаки дает следующую картину. В равнинной заболоченной тайге Асиновского района, с ее разветвленной гидрографической сетью, енотовидная собака сразу же широко расселилась. В первой год енотовидную собаку обнаруживали вдали от мест выпуска — в Нарыме и других местах. При обследовании мест выпуска осенью 1942 г. две из енотовидных собак, считавшиеся исчезнувшими, обнаружены недалеко от места выпус-

ка. Следовательно, в новых условиях она сохранилась в единичных экземплярах.

В Ойротии, в Онгудайском аймаке, в 1938 г. проведенным учетом было обнаружено 60 экз., в 1939 г. было констатировано значительное сокращение стада енотовидной собаки. По Турочакскому аймаку по учету 1939 г. насчитывалось 114 енотовидных собак, а в 1940 г. там было в виде пробного отлова добыто только 5 собак. По Чейскому аймаку рост популяции енотовидной собаки проходил интенсивнее, чем в других местах выпуска, и по учету 1939 г. насчитывалось уже 300 экз.

Исследованиями ряда лет установлено, что в рационе питания енотовидной собаки кедровой орех занимает 30,3%, полевки 21,2%. Остальную часть пищи составляют разные другие млекопитающие, амфибии, рептилии, рыбы, а также растительность. Отмечено, что наиболее благоприятными для енотовидной собаки является стации мощных кедровиков, особенно в годы с хорошим урожаем кедра. Наибольший процент гибели молодых енотовидных собак наблюдался в неплодоносные для кедра годы, когда к моменту залегания в спячку они не успевали набрать необходимую упитанность; вследствие этого оттягивается срок залегания, животные разбредаются в поисках пищи и с наступлением холодов и глубокого снега часто гибнут.

Из сказанного видно, что одним из необходимых хозяйственных мероприятий при вольном разведении енотовидной собаки является организация ежегодных отловов молодняка, не залегающего в спячку. Перспективы дальнейшего роста популяции этого реликтового зверя бесспорны для Чойского хозяйства и сомнительны для остальных точек выпуска, где он в непродолжительный срок сохранился только как зоологический вид, не приобретая промыслового значения.

Белый хорь (Putorius eversmanni Lesson.)

Интенсивное развитие сельского хозяйства в Нарыме и особенно появление в этих местах в значительном количестве ряда мышевидных грызунов привели к необходимости акклиматизации здесь хищников, истребляющих вредных грызунов. Одним из таких объектов и явился белый хорь. Хорь обитает в этой области; в 1940 г. 95 экз. перевезли и выпустили в Чайнском районе Нарымского округа. Летом 1941 г. в Присалаирье отловили вторую партию белого хоря в количестве 170 хорей, перевезли и выпустили в Парабельский район, в 7 км от с. Старица.

Места обоих районов выпуска являются средней частью таежной зоны, где лесной фонд представлен хвойными породами: кедром и сосной. Разработанные сельскохозяйственные угодья — пашни, сенокосы, выгоны, а также кустарники, лесопокрытая площадь вблизи водоемов, богатые мышевидными грызунами,— создают благоприятные условия для обитания белого хоря.

Обследованием этих мест летом 1942 г. установлено, что хорь вполне удовлетворительно акклиматизировался в новых условиях. Размножение и расселение его продолжаются.

Крот (Talpa altaica Nik.)

В ряде районов Новосибирской области, при наличии подходящих почвенно-кормовых условий, крот полностью отсутствовал. Здесь были осуществлены эксперименты по акклиматизации этого животного.

Летом 1940 г. в Анжеро-Судженском районе были отловлены кроты, которые были затем перевезены в Михайловский район, расположенный на северо-западе Новосибирской области, и выпущены в количестве 69 экз.

Летом 1941 г. на Салапре был отловлен 201 крот, которых перевезли в Караганский бор Ордынского района этой же области и выпустили в Битковском лесном хозяйстве.

Летом 1941—1942 гг. было произведено обследование крота в новых условиях. В обоих районах выпуска обнаружено значительное количество кротовин, в которых отловлено было по нескольку кротов. Это дало основание считать эксперименты по акклиматизации крота удачными. Кроме того, позволительно сделать вывод, что путем акклиматизации крота в этих местах и его дальнейшего расселения может быть заполнен разрыв в ареале распространения этого животного между Нарымом и северной частью Барабы. Препятствием к сплошному естественному расселению крота в этих условиях, вероятно, послужило огромное болото шириной более 100 км.

Таким образом, в области акклиматизации пушных зверей в Западной Сибири проведена большая и интересная работа. Промысловые звери из отрядов Rodentia, Carnivora, Insectivora завозились и выпускались в 90 административных районах Западной Сибири (см. карту акклиматизированных в Западной Сибири животных). Судя по результатам акклиматизации, можно считать, что выбор видов и мест выпуска оказался весьма удачным, так как большинство акклиматизированных животных твердо вошло в состав нашей фауны. Уже сейчас имеется некоторый хозяйственный эффект в виде получения шкурковой продукции.

Работа по акклиматизации перечисленных животных оставила ценный опыт по подбору животного материала, по отлову зверьков живьем, по содержанию их в клетках, по транспортировке и кормлению их. Особенно большой опыт накопился при бионаблюдениях зверьков в их естественном состоянии. Предстоит еще большая и сложная работа по организации эксплоатации тех видов, численность которых позволяет это; надлежит также провести дальнейшее исследование вновь акклиматизированных животных. На основе знания мест, сроков и численности выпуска зверей необходимо изучить вопросы, связанные с колебанием численности их популяций, и те изменения, которые вызывает акклиматизация в составе существующих биоценозов.

ACCLIMATIZATION OF FUR-ANIMALS IN WEST SIBIRIA

N. BERGER

West Sibirian Zonal Hunting Station

Summary

Within a period since 1929 till 1942, at various districts of West Sibiria the acclimatization of the following 10 species of fur-bearing animals was carried on: Ondatra zibethica L., Castor fiber L., Lepus europaeus Pall., Sciurus vulgaris exalbidus Pall., Marmota baibacina Kast., Lutreola vison Leist., Martes zibellina L., Nycterentes procyonides Gray, Putorius eversmanni Lesson., Talpa altaica Nik.

The article contains a concise characteristic of the distribution, condition and number of the animals under acclimatization.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

No Arthropods

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТУЛЯРЕМИИ В СССР

Н. В. НЕКИПЕЛОВ

Отдел туляремии и бруцелеза ВИЭМ (зав. проф. Хатеневер)

За последние годы в некоторых областях нашего Союза были обнаружены новые очаги туляремии. В связи с этим возник вопрос, является ли расширение границ инфекции следствием ее заноса или здесь имеет место выявление ранее существовавших очагов.

Инзац (Insatz) отмечает сложность диагностики туляремии и высказывает мнение, что европейские очаги туляремии возникли уже давно, значительно ранее официально установленных вспышек этого заболевания. Диагноз туляремии по клинической картине часто представляет большие затруднения. Туляремия легко может быть спутана с вульгарными лимфаденитами, ангинами, гриппом, тифами. В прежние годы, при малой осведомленности об этой инфекции широких слоев средних медицинских работников, отдельные вспышки туляремии легко могли проходить незамеченными. Только широко распространившиеся в последнее время методы серологической диагностики (дифференциальная диагностика, реакции агглютинации и более простая диагностика в кровяной капле на стекле) и диагностика реакции аллергии (накожной и внутрикожной пробой туляриной) дают верное средство к быстрому и точному распознаванию туляремии.

Мы считаем, что выявление новых очагов туляремии в последние годы в значительной степени объясняется распространением знаний об этой болезни среди широких кругов врачей, а также распространением точных методов диагностики. Весьма вероятно также, что возникновению вспышек благоприятствовало наличие нераспаханных поросших сорняками участков, представляющих удобства для размножения мышей и полевок. В южной части Союза уже один этот фактор создавал благоприятные условия для массового размножения домовых мышей. В северных областях особое эпидемиологическое значение имело запаздывание в сроках обмолота. Массовое скопление полевок в скирдах сопровождалось эпизоотиями туляремии, и создавались все условия для возникновения вспышек туляремии среди людей. Весьма возможно, что в северных областях, ранее считавшихся благополучными по туляремии, и в прежние годы эпизоотии, вызванные этой инфекцией, имели место. Они развивались среди полевых грызунов и при очень слабом контакте последних с местным населением могли оставаться совершенно незамеченными. Урожаи в северных областях менее обильны, чем в южных, и обмолот хлебов здесь редко затягивался до середины зимы. Таким образом, не создавались условия для эпидемических вспышек туляремии. Отдельные случаи заболеваний, не имеющие массового характера, легко могли остаться незамеченными.

В 1938 г. в одном из неблагополучных по туляремии районов в большей части селений наблюдались массовые заболевания туляремией.

В то же время в другом селе, расположенном в непосредственном соседстве с пораженными селами, заболевания отсутствовали совершенно. На гумне этого села среди грызунов протекала интенсивная эпизоотия туляремии, а заболевания среди людей отсутствовали — потому, что обмолот был здесь окончен ранней осенью и население не имело контакта с больными полевками.

Тщательная ретроспективная диагностика нередко дает возможность выявить заболевания туляремией, возникшие значительно ранее официально установленных эпидемических вспышек.

Существование в природе очагов туляремии, в течение продолжительного срока никак себя не проявляющих, подтверждается примерами. Так, на р. Оке в 1927/28 г. возникла эпидемическая вспышка туляремии при промысле водяных крыс (Гаузнер и Белицер [3], Хатеневер [13]). Затем людские заболевания в этой местности прекратились. До 1942 г. туляремия здесь не регистрируется совершенно, и только в осенний период 1942 г. здесь же, в расположенном у р. Оки районе, регистрируется несколько случаев туляремии, на этот раз уже связанных с эпизоотией у серой полевки. У нас нет оснований считать, что инфекция была занесена сюда повторно. Таким образом здесь наблюдался перерыв между двумя вспышками туляремии в 14 лет (перерывы в несколько лет — обычное явление при вспышках туляремии и зависят от колебаний численности грызунов).

Можно назвать также местности, где ранее отмечались заболевания туляремией среди людей, в последние же годы ни одного случая зарегистрировано не было (Голов, Князевский и др. [4]; Хатеневер [14]; Дубровинский [5]).

Было бы неправильно объяснять возникновение вспышек случайным заносом инфекции. Очаги, в которых развиваются эпизоотии и вспышки туляремии, часто находятся очень далеко от других пораженных туляремией местностей. Вспышки обычно охватывают одновременно большие территории, при заносе же инфекции имело бы место возникновение эпизоотий и заболеваний в каком-либо определенном пункте с последующим распространением инфекции на соседние районы.

Нам кажется, что тщательное исследование грызунов в различных областях нашего Союза, считающихся благополучными по туляремии, могло бы вскрыть значительное количество пораженных туляремией местностей там, где существование этой инфекции сейчас не подозревается. При этом мы не исключаем возможности вспышек туляремии под влиянием заноса инфекции, и подобные небольшие вспышки иногда имели место.

Мы полагаем, что было бы неправильно ставить общее распространение туляремии в зависимость от распространения водяных крыс, как отмечалось для некоторых местностей (Миллер [6], Воскресенский [2]). В экспериментальных условиях туляремия протекает у водяных крыс так же, как у других полевок. Водяные крысы не проявляют какой-либо особой восприимчивости к этой инфекции или отличающей их от других полевок способности длительно и хронически болеть туляремией. Известны находки в межэпизоотический период больных туляремией водяных крыс (Сомов, Гржебина и Васильева [11]), но известны также и аналогичные находки в межэпизоотический период хронически и латентно болеющих туляремией полевок Stenocranius gregalis Pall., Microtus oeconomus Pall. (Карпов, Комарова и Середина, 1941).

Кроме того, известны обширные местности, где развитие эпизоотий невозможно связать с существованием водяных крыс. Таковы некоторые районы северного Кавказа и средней полосы европейской части РСФСР. Так, осенью 1941 г. имела место широкая эпизоотия туляремии в районах южной части Тульской области, где при нашем летнем об-

следовании было обнаружено большое количество полевок, но водяные крысы почти отсутствовали. Следует иметь в виду, что эпизоотии туляремии возникают сразу на больших площадях и последовательное распространение заболеваний у грызунов из какого-либо места на прилегающие районы не наблюдается. Такое широкое одновременное распространение эпизоотии возможно только при наличии массового источника заражения. В упомянутых нами случаях водяные крысы почти отсутствовали и не могли быть таким широким источником заражения.

Мы не разбираем в настоящей статье вопрос о резервуарах возбудителя туляремии в межэпизоотический период. Здесь укажем только, что у водяных крыс эпизоотия и падежи от туляремии отмечаются иногда в летний период, чего у других полевок и мышей обычно не наблюдается. Кроме того, водяные крысы имеют особое эпидемиологическое значение и являются одной из основных причин заболеваний не только при промысловых, но также при водных и видимо при трансмиссивных вспышках туляремии. Однако эта особая роль водяных крыс объясняется скорее не их физиологическими особенностями, о чем выше уже говорилось, а водной средой обитания. Вода, как известно из экспериментальных работ (Хатеневер и Левченко [12], Усов [11], Сомов [10]), представляет большие возможности для сохранения бактерий туляремии, чем поверхность почвы, и следовательно, скорее будет инфицироваться от больных водяных крыс и является источником заражения для здоровых особей.

Таким образом, мы полагаем, что массовое появление мышевидных грызунов, вне зависимости от их видовой принадлежности, создает эпизоотологическую ситуацию [1]. При низкой численности грызунов в местностях, смежных с очагами туляремийных вспышек, эпизоотии не развиваются. Не наблюдается здесь обычно и людских заболеваний, несмотря на чрезвычайно высокую контагиозность туляремии для человека. В нескольких районах, расположенных в среднем течении р. Волги, осенью 1941 г. протекала интенсивная эпизоотия туляремии у мышей и отмечались массовые людские заболевания. Часть территории одного из районов, расположенного в центре пораженной полосы, была бедна мышами, повидимому в силу физико-географических условий местности. Людские заболевания здесь не регистрировались, тогда как в смежных, пораженных мышами селах заболеваемость достигала 70—80%.

Таким образом, вспышки туляремии у людей, как правило, развиваются на фоне эпизоотии среди грызунов. В местностях, где грызунов мало, даже при заносе туда туляремии заболевания грызунов не принимают размеров эпизоотии и вспышки туляремии у людей отсутствуют.

Возможно, что занос туляремии имеет значение в образовании очагов в здоровой местности. Случайно зараженные занесенными бактериями туляремии грызуны могут сохранить инфекцию до года их массового появления, и тогда среди них возникают эпизоотии туляремии.

Тем не менее у нас нет никаких данных считать возникновение вспышек туляремии в областях, ранее считавшихся благополучными, следствием заноса туда инфекции в последние годы.

Известные очаги вспышек туляремии распространены по всему умеренному поясу северного полушария. Туляремийные очаги находятся в США, в Японии, в Восточной Сибири, распространены по всей Западной Сибири и встречаются во многих местах Европейской части СССР В Европе туляремия обнаружена на Скандинавском полуострове, в бассейне Дуная, во Фракии, затем в Малой Азии.

---

[1] Исключением является мало восприимчивая к туляремии полевая мышь Apodemus agrarius Pall.

Чрезвычайно широкая территориальная разбросанность известных очагов вспышек туляремии указывает, по нашему мнению, на сравнительную древность этой инфекции. Массовое появление грызунов и в давние времена несомненно сопровождалось развитием среди них эпизоотических заболеваний. Весьма вероятно, что туляремия занимала среди них не последнее место. Очень возможно, что при нормальной численности грызунов бактерии туляремии существуют в их популяции без особого вреда для хозяев. Массовые размножения грызунов нарушают отношения, установившиеся между хозяином и паразитом. В результате этого развиваются острые эпизоотии, сопровождающиеся гибелью большей части грызунов.

Наличие бактерий туляремии в данной местности не всегда может сопровождаться эпизоотиями. Эпизоотии развиваются у грызунов только в годы их массового появления. Кроме туляремии, грызуны подвержены другим эпизоотическим заболеваниям и распространение этих заболеваний может препятствовать развитию туляремии. Нередко также причиной массовой гибели грызунов являются неблагоприятные для них изменения климатических условий.

Часто эпизоотии туляремии среди грызунов могут проходить незамеченными. При отсутствии выраженного контакта между грызунами и людьми заболеваний среди последних не будет. Даже падеж грызунов, если он происходит под снегом после конца обмолота, может не привлечь к себе внимания местного населения.

Эпидемические вспышки туляремии за последние годы возникали в различных областях. Они обычно охватывали значительные территории и нередко происходили одновременно в удаленных друг от друга районах. Это с нашей точки зрения является доказательством широкого распространения туляремии в естественных условиях.

Широкому распространению бактерий туляремии и длительному их сохранению в природе благоприятствует способность этих бактерий приспосабливаться к организму различных хозяев. Бактерии туляремии обнаруживали в организме многих млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, также у различных кровососущих насекомых и клещей, паразитирующих на восприимчивых к туляремии зверьках. Доказана способность некоторых из этих животных хранить бактерии туляремии в течение длительных сроков.

На основании вышесказанного мы приходим к следующим выводам:

1. Туляремия на территории СССР распространена значительно шире границ известных очагов и проявляется в форме эпизоотий там, где для этой инфекции складываются благоприятные условия.

2. Основой для развития туляремийных эпизоотий является массовое появление грызунов; в местах, где грызуны появляются в массе, всегда следует опасаться развития этой инфекции.

3. В годы пониженной численности грызунов инфекция может существовать в природе, не вызывая заметной гибели зверьков, и на протяжении ряда лет может не сопровождаться людскими заболеваниями.

4. При развитии эпизоотии туляремии заболевания грызунов возникают обычно не в какой-либо изолированной точке, а одновременно на площадях в десятки квадратных километров.

5. Эпизоотия туляремии обычно развивается в соответствии с распространением волны массового размножения мелких грызунов, но гибель грызунов, следующая за их массовым размножением, нередко обусловливается другими факторами.

6. Вспышки туляремии у людей являются следствием эпизоотий среди грызунов и возникают при наличии контакта с грызунами и инфицированными ими паразитами или объектами внешней среды.

Литература

1. Воскресенский Б. В., Эпизоотология туляремии, Сб. «Туляремийная инфекция», 1943.—2. Воскресенский Б. В., О работе туляремийной экспедиции ВИЭМ, Труды Всесоюзной конференции микробиологов, эпидемиологов и инфекционистов, 1940.—3. Гаузнер И. П. и Белицер А. В., Гриппоподобные заболевания охотников на водяную крысу в Рязанской губ., Гигиена и эпидемиология, № 12, 1928.—4. Голов Д. А., Князевский А. Н. и др., Чумоподобные заболевания на р. Урале в Оренбургской и Уральской губ. весной 1928 г., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. VII, вып. 3, 1928—5. Dubrowinsky, La tularemie dans l'Union des Republiques Sovietiques Socialistes (1921—1929). Office international d'hygiène publique, Bull. mensuel, vol. XXII, № 7, 1930.—6. Миллер А. А., Эпидемия туляремии зимой 1933/34 г., Известия Н-и. ин-та микробиологии и эпидемиологии в Ростове н/Д., XXV, 1937.—7. Покровская М. П., Туляремии, 1942.—8. Синай Г. Я. и Воскресенский Б. В., Эпидемиология туляремии. Сб. «Туляремийная инфекция», 1943.—5. Синай Г. Я., Хатеневер Л. М., Левченко Л. А. Туляремия, 1935.—10. Сомов П. В., Вода как новый эпидемиологический фактор туляремии, Известия Ростовского обл. н.-и. ин-та микробиологии и эпидемиологии, вып. 18. 1939.—11. Сомов П. В., Гржебина Н. К. и Васильева В. А., К эпидемиологии и эпизоотологии туляремии, Известия Н.-и. ин.-та микробиологии и эпидемиологии в Ростове н/Д., XXV, 1937.—12. Усов Я. А., Сроки выживания Bacterium tularense в трупах грызунов при различных температурных условиях, Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. XVI, вып. 3—4, 1937.—13. Хатеневер Л. М., О туляремийных очагах 1928 г. в Елатьминском р-не, Рязанского округа, Гигиена и эпидемиология, № 8—9, 1930.—14. Хатеневер Л. М. О туляремии, Эпидемиология и микробиология, № 2, 1934.—15. Хатеневер Л. М. и Левченко Л. А., Опыты по изучению жизнеспособности Bacterium tularense, Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии, т. XX, вып. 3—4, 1938.—16. Frencis E., Tularemia, Handbuch der pathogenen Microorganismen, Kolle, Kraus. Uhlenhuth, Bd. 6, 1928.

ON CERTAIN REGULARITIES IN DISTRIBUTION OF TULAREMIA IN THE USSR

N. NEKIPELOV

Section of Tularemia and Brucellosis of the All-Union Institute for Experimental Medicine (Director Prof. Khatenever)

Summary

The present article deals with the origin of some new foci of tularemia in this country.

On the basis of literary data and personal field observations the author points out that foci of tularemia may for a long time exist under natural conditions without being manifest in any way. And it is not until definite conditions happen to co-exist, leading to a development of tularemia-epizootics along with a mass invasion of rodents followed by a close contact between the rodents and the population, that the disease will be transmitted to man. Besides, the differential diagnostication of the disease being a rather complicate affair, such outbreaks might formerly have been overlooked. Nowadays, the methods of serological diagnostication and of diagnostication based upon the allergia-reaction are winning an ever extending application; in this way many a new focus of the disease has been discovered. An unknown focus of the disease is more likely to manifest itself in the case where the normal agricultural activity is disturbed, viz. in the case ot poor tillage, belated thrashing etc.

Pointing out the important part played in the epidemics by the water-rat, the author suggests the idea that this rôle is largely due to the water-medium of this rodent's habitat, which is favourable for the survival and multiplication of the bacteria, the specific physiological predisposition of the rodent being but of subordinate importance.

An analysis of the outbreaks of tularemia known makes the author believe that this disease extends far beyond the limits of the foci actually recorded. Any case of mass invasion of murinae in some locality may be attended by tularemia epizootics and be therefore a menace for man.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 5

ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА СССР

(Преимущественно за 1940 год)

Собрана В. Г. Симановской, под ред. проф. В. В. Алпатова

Институт зоологии

Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Продолжение. (Предыдущие отделы «Зоологической литературы СССР — преимущественно за 1940 год» — см. Зоол. журнал, XXI, вып. 1—2 и 5, 1942 г.; XXII, вып. 1, 5, 6, 1943 г.; XXIII, вып. 1, 2—3, 1944 г.)

XIII. Первичнохордовые

Казас О. М. Организации личинки и метаморфоз асцидии Dendroda Grossularia. Изв. АН СССР, Сер. биол., 6 : 862—883, 1940 2158

XIV. Позвоночные вообще

Барабаш И. И. Обзор стационарного распределения позвоночных животных в Кададинском опытном лесничестве Пензенской области. Бюлл. об-ва естествоисп. при Воронежск. гос. ун-те, III, 2, 21—29, 1939 2159

Волоскова А. П. Липоидный состав спермы домашних животных, Вестн. с.-х. науки, Ветеринария, 3 : 91—94, 1940 2160

Воскобойников М. М. Гиоидная дуга и жаберные дуги низших Gnathostomata (на укр. яз.). Збірник праць з морфології тварин, 5 : 3—16, 1939 2161

Графская З. С. и Степанова М. М. Жиры трески и дельфина как источники витамина А. Вопр. питания, 5 : 74—79, 1940 2162

Жеденев В. Н. Конечные преобразования области Sinus venosus сердца высших животных в процессе его развития, ДАН СССР, XXVII, 8 : 883—886, 1940 2163

Иванов П. П. Сравнительный обзор исходного расположения эмбриональных зачатков у позвоночных, Усп. совр. биол., XIII, 3 : 457—478, 1940 2164

Измайлов И. В. Фауна птиц и млекопитающих Хоперского государственного заповедника, Тр. Хоперск. гос. запов., 1 : 89—173, 1940 2165

Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них, ОГИЗ, 1938 . . . 2166

Левиев П. Охотничьи и промысловые звери и птицы Сарысси-Айского района, Тр. Узбекистанск. зоол. сада, 1 : 123—136, 1939 . . . 2167

Машковцев А. А. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма позвоночных животных (нервно-эмоциональная теория половых циклов), ДАН СССР, XXVII, 1 : 91—94, 1940 . . . 2168

Машковцев А. А. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма у позвоночных животных (нервно-эмоциональная теория половых циклов), Журн. общ. биол. АН СССР, 1 : 153—176, 1940 2169

Новиков Г. А. Из опыта биоценологического изучения млекопитающих и птиц еловых лесов Лапландского заповедника Главн. упр. по заповедникам, Научн.-метод. зап., V : 51—58, 1939 2170

Огнев С. И. Очерк систематических, фаунистических и зоографических исследований по позвоночным животным в Московском университете (1896—1940), Учен. зап. МГУ (Юбил. сер.), Биология, LIV : 87—102, 1940 2171

Орлов Г. А. Пути морфологической диференцировки пограничного ствола n. sympathicus у позвоночных, Архив гистол. и эмбриол., XXIV, 1 : 111—116, 1940 . . 2172

Пухнаревич Н. и Шелев Б. Звери и птицы западных областей Украины, Сов. охотник, 1 : 19, 1940 2173

Романов А. А. Изучим зверей и птиц Карелии, Каргосиздат, Петрозаводск, 32 стр., 1939 2174

Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночн. животных и биол. путь происхождения теплокровн. форм, Сб. научн. студ. работ МГУ, 6 : 55—84, 1939 2175

Садов И. А. Строение скорлупы яиц птиц и рептилий, Сб. научн. раб. комсом. биологов, Биолог. отд. АН СССР, 139—148, 1940 . . 2176

Салихбаев Х. Охотничьи и про-

мысловые звери и птицы Гузарского района Бухарской области, Тр. Узбекистанск. зоол. сада, I:109—122, 1939 2177
Северцов С. А. Опыт количественного учета некоторых млекопитающих и птиц Ильменского заповедника, Зоол. журн., XVIII, 5:908—914, 1939 2178
Северцов С. А. Типы динамики населения позвоночных и массовое размножение животных (тезисы докл.), АН УССР, Эколог. конфер., Киев, 15—20. XI 1940 . . 2179
Северцов С. А. Хищник и жертва. Опыт исследования некоторых моментов борьбы за существование у позвоночных, Памяти акад. А. Н. Северцова, АН СССР, II:5—68, 1940 2180
Сесюнин П. А. Биологические свойства метаболитов центральной нервной системы позвоночных животных в филогенезе. Сообщ. 2. Тр. Узб. ин-та эксп. мед., V, 180—189, 1939 2181
Скалон В. Н. и Некипелов Н. В. Млекопитающие и птицы Александрозаводского района пограничного заб. эндем. очага чумы (по данным обследования 1935 г.), Изв. гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, Москва — Иркутск, III:61—86, 1936 2182
Студитский А. Н. Эндокринные корреляции на эмбриональных стадиях развития высших позвоночных, Усп. совр. биол., XIII, 1:41—47, 1940 2183
Султанов Г. Охотничьи и промысловые звери и птицы Ширабадского района, Тр. Узбекистанск. зоол. сада, 1:92—108, 1939 . . . 2184
Терентьев П. В. Практикум зоологии позвоночных, ЛГУ, 240 стр., 1940 2185
Туркевич Б. Г. К анатомическому строению органа слуха высших позвоночных животных, Тр. Узб. гос. ун-та, Серия биол., XII, III:1—39, 1939 2186
Туркевич Б. Г. Костный лабиринт птиц. Сравнит. анатомия кост. внутр. уха высших позвоночн. животных, Гос. изд. научн.-техн. и соц.-экон. лит-ры Узб. ССР, Ташкент, 136 стр., 1939 2187
Тюрин Г. К вопросу о зимовках перелетных птиц и зверей, Тр. Новосиб. зоосада, 1:150, 1937 . . 2188
Формозов А. Н. Фауна наземных позвоночных Горьковского края. В кн.: Станков С. С. Очерки физическ. геогр. Горьковск. края, 199—249, 1936 2189
Формозов А. Н. Экология позвоночных в Московском университете, Учен. зап. МГУ (Юбил. сер.), Биология, LIV:77—87, 1940 2190
Чхиквишвили И. Д. К фауне млекопитающих и птиц Абхазии. Мат-лы к фауне Абхазии, АН СССР, Груз. фил., 1—44, 1939 . . 2191
Шарлемань М. В. Зоогеография УРСР. Мат-лы до вивчення географічного поширення наземних хребетних УРСР, Київ, АН УРСР, 1936 2192
Шарлемань М. В. Коротка історія дослідження фауни наземных хребетних УРСР (До 100 ліття наук дослідження фауни УРСР), Вісті АН УРСР, 7—8:55—62, 1940 . . . 2193
Шкільний К. С. і Гіренко Л. А. Матеріали до фауни птахі та звірів північного Наддніпров'я Чернігівщини, Студ. наук. праці Київ. держ. ун-ту, Зб. Биологія та геологія, 4:123—154, 1940 2194
Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных (на укр. яз.), Рад. школа, Киев, 464 стр., 1939 2195
Штефко В. Г. Сравнительная патология туберкулеза обезьян и рептилий, Тр. Моск. зоопарка, II, 1:7—120, 1940 2196
Штрайх Г. и Светозаров Е. Значение внешних факторов в половом цикле холоднокровных, ДАН СССР, XXIX, 8—9:643—646, 1940 2197

XV. Рыбы

Аверинцев С. Палтус и его промысел, Рыб. хоз-во, 5:21—23, 1940 2198
Аверкиев Ф. В. Количественный учет мигрирующих рыб в реке в период запретов, Раб. Доно-Кубанск. научно-рыбохоз. станции, 4:5—214, 1936 2199
Алтухов К. Опыт искусственного оплодотворения беломорской сельди, Рыб. хоз-во СССР, М., 4:53—57, 1936 2200
Альперович М. Л. Новая теплолюбивая рыба в Камчатских водах, Природа, 7:77—78, 1940 . . 2201
Андрияшев А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод (диссерт.), ЛГУ, 187 стр., 1939 2202
Арнольд И. Н. Налим, Консультац. бюро ВНИОРХ, Информ. сб., 3:14—16, 1940 2203
Арнольд И. Н. Рыбохозяйственное значение ряпушки, Консультац. бюро ВНИОРХ, Информ. сб., 1—2:23—26, 1940 2204
Артемов М. Пузанки Северного Каспия, Сб. «Сельди Северного Каспия», Азрыбакколхозсоюз, 2, 1936 2205
Артемьев В. В. О ритмах спонтанных импульсов в вагальных долях карповых рыб, Сб. научн. студ. работ МГУ, 13:65—86, 1940 2206
Бабаскин А. В. Влияние концентраций водородных ионов на выживаемость икры и мальков Acipenser ruthenus L. Учен. зап. Казанск. гос. ун-та, 3—4, 1937 . . 2207
Балабай П. П. Вивчення работи дишного апарату Acipenseridae.

Збірн праць з морфології тварин, 5:111—145, 1939 2208
Балабай П. П. Изучение работы дыхательного аппарата селахий (на укр. яз.), Збірн. праць з морфології тварин, 5:73—110,1939 . . 2209
Барач Г. П. Рыбы Армении, Тр. Севанск. гидробиол. станции, VI: 5—70, 1940 2210
Барач Г. П. Рыбы пресных вод Абхазии, Мат-лы к фауне Абхазии, АН СССР, Груз. фил., 45—116, 1939 2211
Башмаков В. Н. Материалы к характеристике нереста нельмы р. Енисея, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VI:211—214, 1939 . 2212
Белинг Д. Рыбное население небольших пойменных водоемов, Тр. гідроб. станции АН УРСР, 19:83—134, 1940 2213
Белінг Д. та Білик О. Риби прісних вод УРСР, Вид. АН УРСР, Київ, 1936 2214
Белогуров А. Я. Наблюдения над реотаксисом у некоторых пресноводных рыб, Учен. зап. МГУ, 33:252—256, 1939 2215
Белогуров А. Смена глоточных зубов у сазана — Cyprinus carpio L. ДАН СССР, XXIX, 2:157—160, 1940 2216
Берг Л. С. Зоогеография пресноводных рыб Передней Азии. Учен. зап. ЛГУ, Серия геогр. наук, 56, 3:3—31, 1940 2217
Берг Л. С. Обзор рыбного населения мелких озер Ленинградской области, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXII:7—13, 1939 2218
Берг Л. С. О положении Polypteridae в системе, Зоол. журн., XIX, 5:727—740, 1940 2219
Берг Л. С. Рыбы. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, ред. Жадин, АН СССР, 1:44—78, 1940 2220
Берг Л. С. Рыбы Финского залива, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва (ВНИОРХ), XXIII:3—46, 1940 2221
Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, 2:87—517, 1940 2222
Бердичевский Л. С. Атлас карт распределения промысловых рыб в Северном Каспии. Составлен по материалам научно-промысловой разведки ВНИРО за 1934—1936 гг., Пищепромиздат, М., 100 стр., 1940 2223
Биология и промысел мурманской сельди, под ред. В. Н. Тихонова, Пищепромиздат, М.—Л., 100 стр., 1939 2224
Бискі Д. И. Ихтиофауна Московского моря и ее использование, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отдел биологии, XLVIII, 4:19—20, 1939 2225
Богаевский В. Амурский толстолобик, Рыбн. хоз-во, 3:29—30, 1940 2226
Бойко Е. Некоторые данные о росте и половом созревании азовского судака в связи с прогнозами уловов, Рыбн. хоз-во, 2:24—27, 1940 2227
Бокова Е. Н. Потребление и усвоение корма воблой, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI: 5—24, 1940 2228
Болдовский Г. В. Питание сельди. Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 41—42, 1939 . . 2229
Болдовский Г. В. Пища сельди. Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 37—41, 1939 . 2230
Борисенко А. К биологии черноморской султанки Mullus barbalus L. (на укр. яз. с русск. резюме), Тр. Карадагск. биол. станции, 6:23—40, 1940 2231
Борисенко А. Нерест кефали в северо-западной части Черного моря, Природа, 5:85—86, 1940 . . 2232
Бочаров К. Окунь и его биология в водоемах Дамчинского участка Астраханского государственного заповедника, Научн. работы студентов Воронежск. гос. ун-та, II:105—118, 1939 2233
Брюзгін В. Л. Матеріали до вивчення іжі чехоні бассейну Дніпра, Наук зап. Херсонськ. держ. пед. ін-ту, 1:175—178, 1940 2235
Брюхатова А. Л. Влияние повышенной солености на рост карпа годовика (в аквариальных условиях), Учен. зап. МГУ, 33:17—29 1939 2236
Будникова Е. Н. К познанию рыб озер Мошенского района Ленинградской области, Консультац. бюро ВНИОРХ, Информ. сб., 3:17—19, 1940 2237
Бурджанадзе М. Н. Определитель пресноводных рыб Грузии (на груз. яз.), АН СССР, Груз. фил., Тбилиси, XVI:1—128, 1940 . . . 2238
Бурмакин Е. В. Рыбы Обской губы, Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, Серия «Промысл. хоз-во», 10:33—47, 1940 2239
Бурмакин Е. В. Состав ихтиофауны бассейна Гыданского залива (по данным Северообской ихтиол. экспедиции 1934—1937 гг.), Пробл. Арктики, 3:93—97, 1938 2240
Васнецов В. В. Развитие зубов карповых рыб, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, АН СССР, I:439—492, 1939 2241
Великохатько Ф. Д. Новые формы рыбца (Vimba vimba L.) из Днепра и Буга предварительное сообщение). Изв. АН СССР, 2:270—275, 1940 2242
Великохатько Ф. Д. Рибці — Vimba vimba Linné Дніпра та Буга, Наук. зап. Ніжин. держ. пед. и-ту, I:256—363, 1940 2243
Вернидуб М. Ф. Некоторые данные по морфологии и физиологии яиц судака (Lucioperca Lucioper-

са L.) в период так называемой IV и V стадий зрелости, ДАН СССР, XXIX, 3:257—260, 1940 . . 2244

Вернидуб М. Ф. Обмен развивающегося эмбриона рыб ири повреждении. Влияние высокой температуры на развитие и гликолиз яиц палии (Salmo fontinalis) и форели (Salmo trutta m. fario), Архив анат., гистол. и эмбриол., XXV, 1:68—79 1940 2245

Вернидуб М. Ф. Пастер-мейергофская реакция в нормальных и поврежденных яйцах некоторых весенне-нерестующих рыб. Сообщ I. Обмен развивающегося эмбриона рыб при повреждении, Архив анат., гистол. и эмбриол., XXII, 1:105—118, 1939 2246

Вильчек М. В. Применение низких температур для живорыбного транспорта, Научн. работы студентов Воронежск. гос. ин-та, 2:75—90, 1939 2247

Виноградов Н. Н. Современное состояние и пути реконструкции промысла скумбрии в северо-западной части Черного моря, Тр. Укр. н.-и. станц. морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., VIII:41—146, 1940 2248

Виролайнен М. П. Рыбы и рыбный промысел северной части Ладожского озера (по мат-лам финских авторов) ВНИОРХ, Пищепромиздат, М.-Л., 40 стр., 1940 . . 2249

Владимиров В. И. К изучению биологии молоди и размножения форели-гегаркуни (Salmo ischchan gegarkuni, Kessl. Biotypus a. Fort.) Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. VI:87—118, 1940 2250

Вобла Северного Каспия (сб. статей). Ч. I, Пищепромиздат, М.—Л., 182 стр., 1939 2251

Вобла Северного Каспия (сб. статей). Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии, Ч. II:1—172, 1940 2252

Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря, Тр. Севастоп. биол. станции, V, 1937 2253

Воронцов Е. М. Состав ихтиофауны водоемов Западной области и БССР и характеристика ихтиофауны водоемов В.-Днепровского бассейна. Смоленск. фауна и экология, 3:59—88, 1937 2254

Воскобойников М. М. Жаберные сердца у рыб, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, АН СССР, II, 1:297—320, 1940 2255

Галвяло М. Я. и Горохина Т. К характеристике мышечных белков рыб, Тр. Военно-мед. акад. РККА, XXII, 11—15, 1940 2256

Галкин Г. Г. Малопозвонковая сельдь (Clupea harengus pallasi) из Обской губы, Тр. Н.-и. ин-та полярн., землед., животнов. и промысл. хоз-ва, Серия «Промыслов. хоз-во», 10:87—94, 1940 2257

Герасимов И. М. К биологии главнейших промысловых лососевых рыб Ольского района, Колыма, 7—8:102—111, 1939 2258

Гербильский Н. Л. Сезонные изменения гонадотропной активности гипофиза у рыб, ДАН СССР, 6:571—573, 1940 2259

Герус Ф. Спостереження за нерестом риб на заплавині середньої та нижньої течії Дніпра в 1938—1939 гг., Бюлл. наук. досл. н-ту риб. госп-ва України, 1:38—41, 1939 2260

Гигантская треска, Рыбн. хоз-во, 10:29, 1940 2261

Гиляров М. С. Зависимость строения аппарата жаберной крышки от формы головы у костистых рыб, Наук. зап. Київ держ. ун-ту, II, 1936 2262

Гинзбург Я. И. К биологии молоди промысловых рыб залива Кирова, Тр. Зоол. ин-та Азерб. фил. АН СССР, X:59—76, 1939 2263

Гинзбург Я. И. Материалы по систематике молоди осетровых Южного Каспия и определитель их личинок и мальков, Тр. Зоол. ин-та Азерб. фил. АН СССР, X:77—108, 1939 2264

Глебов Т. И. Заходы сельди в губы Мурманского побережья. В кн.: Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 79—82, 1939 . . 2265

Голенченко А. О запасах и распределении пеламиды в Черном море, Рыбн. хоз-во, 9:11—13, 1940 2266

Голенченко А. Шпрот в Черном море, Рыбн. хоз-во, 6:14—16, 1940 2267

Голованов Ф. Ф. Осетровые рыбы Северного Каспия, изд. Сев. Касп. Н. П. Р., Астрахань, 1936 . 2268

Голованов Ф. Северо-Каспийский осетр, Рыбн. хоз-во, 5:19—21, 1940 2269

Головинская К. Плейотропия генов чешуи у карпа, ДАН СССР, XXVIII, 6:534—537, 1940 2270

Голодец Г. Г. О морфологической картине крови некоторых рыб, Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. хоз-ва и пром-сти, 2:173—176, 1939 . 2271

Громов А. С. Об одном неизвестном свойстве рыбки гамбузии, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, IX, 6:644—645, 1940 . . 2272

Гудимович П. К. Опытный лов пеламиды в Черном море, Рыбн. хоз-во СССР, 4:17—18, 1936 . . 2273

Гуно В. К. Использование гамбузии в целях борьбы с малярией в некоторых типовых водоемах Узбекистана, Тр. Узбек. гос. ун-та, Серия зоол., XII, XII:1—39, 1939 2274

Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки (Mollus barbatus L.), Тр. научн. рыбохоз-

и биол. станции Грузии, II:77—157, 1939 2275
Денисенко Д. Промысловая рыбопродуктивность среднего течения Днепра, Київ—Харьків, Бюлл. наук.-досл. ін-ту ставового і озерно-річкового рыб. госп-ва, 4:28—36, 1940 2276
Дехтерева А. И. Опознавательные признаки сеголетков сельдей Северного Каспия, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV:47—76, 1940 2277
Дехтяренко А. И. К вопросу о питании Alburnus alburnus (верховода) в поемных водоемах Самарского водохранилища, Бюлл. Днепропетр. мед. ин-та, I:81—84, 1940 2278
Дехтяренко А. И. Лярвицидное значение гольяна в условиях Днепропетровщины, Бюлл. Днепропетр. мед. ин-та, 1:76—80, 1940 2279
Дехтяренко А. Й. Темп росту цьоголітків дзеркального коропа в заплавних водоемах Самарського водосховища, Наук. зап. Дніпропетров. держ. ун-ту, IX:69—80, 1938 2280
Дмитриев Н. Многопозвонковая (мурманская) сельдь в Белом море, Рыбн. хоз-во, 10:26—27, 1940 2281
Догель В. А. Очаговые заболевания у рыб, Зоол. журн., XIX, 2:203—210, 1940 2282
Догель В. А. Очаговые заболевания у рыб (тезисы докл.), АН СССР, Совещ. по паразитол. проблемам, 45—48, 1939 2283
Догель В. А., Пешков М. А., Гусева Н. В. Бактериальные заболевания рыб, Пищепромиздат, М.—Л., 112 стр., 1939 2284
Дорошков П. Биостат. данные по Бражниковской сельди в уловах зап. побережья Средн. Каспия за 1930—1936 гг. Изв. Азерб. н.-и. рыбохоз. станции, 3:44—81, 1939 2285
Драгомиров Н. И. Региональная детерминация зародыша у окуня, ДАН СССР, XXVII, 2:188—191, 1940 2286
Дулькейт Г. Д. О миграциях рыб в оз. Чаны в связи с замором, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VI:220—224, 1939 2287
Дулькейт Г. Д. О сиговых верхней и средней Оби, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VI:40—46, 1939 2288
Егерман Ф. Ф. Сырьевая база камбалы на Черном море, Рыбн. хоз-во СССР, 6:18—20, 1936 . . . 2289
Емельянов С. В. Выпадение хряща при развитии хондральных окостенений костистых рыб, ДАН СССР, XXVI, 5:525—528, 1940 2290
Емельянов С. В. Развитие и строение некоторых малоизученных элементов позвоночника рыб, их связь с непарными плавниками и некоторые вопросы теории конечностей, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, АН СССР, I:493—585, 1939 2291
Еремеев Г. К. Акклиматизация гамбузии в Туркмении и ее значение в борьбе с личинками комаров, Сов. здравоохран. Туркмении, 2—3, 93—110, 1939 2292
Ермаков М. В. Теплопровідність шкірних покривів у риб, Мед. журн. АН УРСР, VIII, 4:1075—1097, 1938 2293
Ермакова Л. М. Некоторые наблюдения по биологии и экологии Gambusia affinis в условиях болот и хаузов г. Ташкента, Тр. Узб. ин-та эксп. мед., V:116—135, 1940 2294
Есипов В. К. Ихтиофауна моря братьев Лаптевых, Зоол. журнал., I:139—142, 1940 2295
Есипов В. К. Общий очерк биологии и промысла сельди. В кн.: Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 5—19, 1939 . . 2296
Есипов В. К. О рыбах, собранных экспедицией на ледокольном пароходе «Садко» в 1935 г., Зоол. журн., XVIII, 5:877—887, 1939 2297
Есипов В. К. Промысловые рыбы Баренцова моря, Пищепромиздат, Л.-М., 22—23, 1937 2298
Есипов В. К., Тихонов В. Н., Марти Ю. Ю. и др. Биология и промысел мурманской сельди, под ред. В. Н. Тихонова, Пищепромиздат, М.-Л., 100 стр., 1939 . 2299
Ефимова А. И. О судаке и окуне Ладожского озера, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXII, 189—215, 1939 . . . 2300
Желтенкова М. В. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосядных рыб Северного Каспия, Зоол. журн., XVIII, 5:858—870, 1939 2301
Желтенкова М. В. Питание воблы (Rutilus rutilus caspicus Jak.) в северной части Каспийского моря, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., X:129—181, 1939 2302
Замахаев Д. Ф. Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV:3—20, 1940 2303
Иванова М. Т. Дыхание различных видов рыб Москва-реки района Звенигорода, Учен. зап. МГУ, 33:51—64, 1939 2304
Ивлев В. С. Влияние солености на оплодотворение и развитие икры некоторых каспийских полупроходных рыб, Зоол. журн., XIX, 3:471—478, 1940 2305
Ивлев В. С. Интенсивность фотосинтеза и рыбная продукция прудов. Бюлл. Моск. об-ва испыт.

природы, Отдел биол., XLVIII, 1:29—32, 1939 2306

Иоганзен Б. Г. Новые данные об алтайских османах — Oreoleuciscus Warp (Cyprinidae, Pisces), Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VII:132—177, 1940 2307

Исаев А. И. Перевозка живой рыбы без воды на самолетах, Воронежск. рыбтрест, 16 стр., 1939 2308

Кагановский А. Г. Дальневосточная сардина, Дальгиз (ТИНРО), Хабаровск, 40 стр., 1939 2309

Кагановский А. Г. Промысловая разведка сардины, Дальгиз, Хабаровск, 36 стр., 1939 2310

Казанова И. И. Количественное распределение молоди воблы (Rutilus rutilus caspicus Jak.) и леща (Abramis brama L.) в предустьевом пространстве Волги, Изв. АН СССР, Сер. биолог., 5:741—760, 1940 2311

Казанова И. И. и Халдинова Н. А. Места и условия нереста каспийских сельдей в дельте Волги (по распределению их икры и личинок), Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV, 77—108, 1940 . 2312

Казанский Б. Н. К вопросу о таксономической специфичности гонадотропного гормона гипофиза у рыб, ДАН СССР, XXVII, 2:180—183, 1940 2313

Калашников Г. Н. Влияние активной реакции внешней среды на содержание гемоглобина и число эритроцитов у рыб, Учен. зап. МГУ, 33:118—121, 1939 . . . 2314

Калашников Г. Н. Скорость оседания эритроцитов у рыб. Учен. зап. МГУ, 33:111—117, 1939 2315

Калашников Г. Н. Состав крови осетровых рыб в связи с обменом на различных стадиях полового цикла, Учен. зап. МГУ, 33:122—145. 1939 2316

Калашников Г. Н. Состав крови рыб, Учен. зап. МГУ, 33:65—103, 1939 2317

Калашников Г. Н. и Дубова В. А. Содержание сахара в крови осетровых рыб, Учен. зап. МГУ, 33:146—151, 1939 . . . 2318

Калашников Г. Н. и Скадовский С. Н. Наблюдения над физиологией осетровых рыб в период размножения в связи с проблемой искусственного рыборазведения, Зоол. журн., XIX, 4:671—679, 1940 2319

Калинина К. А. Морфогенез хвостовой почки лососевых рыб и характер ее реакции на температурные воздействия (тезисы диссерт.), ЛГУ, 4 стр., 1940 . . . 2320

Караваев Г. Миграции воблы в Сев. Каспии, Рыбн. хоз-во СССР, 3, 1937 2321

Карантонис Ф. Э. Морфологическая характеристика популяции сельди (Clupea harengus harengus L.) Баренцова моря, Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1, 1938 . . . 2322

Карзинкин Г. Значение физиологии для рыбоводных работ по воспроизводству проходных рыб, Рыбн. хоз-во, 6:28—30, 1940 . 2323

К вопросу освоения рыбных ресурсов Ленинградской области, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXIII, 2:208 стр., 1940 2324

Киналев Н. М. Питание бычков (Gobiidae) в Северном Каспии, Зоол. журн., XVI, 4:755—773, 1937 2325

Киселева Е. В. Сайка Boreogadus saida (Lepechin) из Обской губы, Тр. н.-и. ин-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, Серия «Промысл. хоз-ва», 10:103—112, 1940 2326

Кладіенко Д. П. Вікові зміни кількості води жиру і білка в тканинах риб (Leuciscus idus), Мед. журн., IX, 4:1411—1426, 1940 . 2327

Клыков А. А. Материалы по биологии сельди-черноспинки, Изв. АН СССР, Серия биол., 5:717—740, 1940 2328

Кожин Н. Лабораторный аппарат для инкубации икры лосося, Рыбн. хоз-во, 3:35 стр. 1940 2329

Коновалов П. М. О перевозке икры весенне-нерестующих рыб, Рыбн. хоз-во СССР, 6, 1938 . . . 2330

Короткевич Г. Г. Дрібна риба та її склад у промислових уловах на озері Леніна, Бюлл. Наук.-досл. ін-ту риб. госп-ва України, 1:27—37, 1939 2331

Короткий И. J. Нотатки про іхтіофауну Дніпровського водосховища I. Вирезуб (Rutilic frisii), 2. Рибець (Vimba vimba vimba n. carinata). Наук. зап. Дніпропетр. держ. ун-ту, IX:49—54, 1938 . . . 2332

Косякина Е. Г. К вопросу об икрометании кефали (Mugil auratus). Тр. Новоросс. биол. станции, 2, 1:158—159, 1937 2333

Красновская М. П. Хариус реки Березовой как объект промысла, Тр. Уральск. отд-ния Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1:208-241, 1939 2334

Красноусова Е. И. Об акклиматизации Gambusia affinis Holbrookii в пойменном озере Уч-Тепе Мирзачульского района, Тр. Узб. ин-та эксп. мед., V:100—115, 1940 . 2335

Кротов А. В. Интересный случай миграции севрюги, Природа, 7:133, 1936 2336

Кротов А. В. К познанию биологии Черноморской скумбрии (Scomber scombrus L.), Тр. Укр. н.-и., станции морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., VIII:7—74, 1940 . . . 2337

Кротов А. В. О колебаниях уловов Черноморской скумбрии (Scomber scombrus L.), Природа, 4:85—87, 1940 2338

Кротов А. В. и Виноградов Н. Н. Черноморская скумбрия, Тр. Укр. н.-и. станции морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., VIII:1—146, 1940 2339

Крыжановский С. Г. О зависимости миграции рыбца и шемаи от особенностей их развития, Тр. Новоросс. биол. станции, 2, 1:17—25, 1937 2340

Крыжановский С. Г. О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза. Зоол. журн., XIX, 3:456—470, 1940 . . . 2341

Кузема О. Методи оцінки племінної работи по коропівництву, Бюлл. наук.-досл. н-ту ставового і озерно-річкового риб. госп-ва, 4:50—53, 1940 2342

Лагунов И. И. Молодь лососей рода Oncorhynchus. Зоол. журн., XVIII 5:871—877, 1939 2343

Лагунов И. И. Новые данные о миграциях тихоокеанских лососей у берегов Камчатки, Природа, 2:78—79, 1940 2344

Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы, Зоол. журн., XIX, 4:646—670, 1940 2345

Лебедев Н. В. К вопросу предсказания сроков миграции азовской хамсы, Учен. зап. МГУ, Гидробиология, XXXIII, 257—302, 1939 2346

Леонова М. и Персов П. Опыты выращивания невского лосося до стадии сеголетка, Рыбн. хоз-во, 10:30—31, 1940 2347

Лисицын М. А. и Александровская Н. С. О химическом составе и свойствах протаминов осетровых, Тр. Лаборатории по изуч. белка АН СССР, 1:27—30, 1940 2348

Ловецкая А. А. Материалы по биологии и промыслу большеглазого пузанка (Caspialosa Saposhnikovi Berg) в среднем и южном Каспии, Изв. Азерб. н.-и. рыбол. станции, 5:27—88, 1940 . . 2349

Ловецкая А. Распределение и возможность дрифтерного лова кильки в Среднем и Южном Каспии, Рыбн. хоз-во, 1:27—30, 1940 2350

Лозина-Лозинский Л. К. и Любицкая А. И. Чувствительность икры форели (Salmo trutta L. m. fario) и окуня (Perca luviatilis L.) к температуре ниже 0°, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XXIII: 339—358, 1940 2351

Лукаш Б. С. Рыбы Кировской области, Тр. Киров. обл. н.-и. ин-та краеведения, 14:1—72, 1940 . 2352

Лукин А. В. Наблюдения над биологией стерляди на тетюшском нерестилище «Черемша» летом 1934, Об-во естествоиспыт. при Казанск. гос. ун-те, V, 1—2 1937 2353

Лукин А. В. О значении осенних работ по спасению молоди из заморных поемных водоемов, Консультац. бюро ВНИОРХ, Информац. бюлл., Л., 4:16—19, 1939 2354

Львов Ю. Живой и неживой корм при выращивании молоди осетровых, Рыбн. хоз-во, 12:26, 1940 . 2355

Майорова А. А. Определение возраста и возрастного состава хамсы у берегов Грузии, Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, II:50—76, 1939 2356

Майорова А. А. Систематика азовско-черноморских сельдей рода Caspialosa, Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, II:1—49, 1939 2357

Майский В. Н. К методике изучения рыбной продуктивности Азовского моря. Запасы тюльки Clupeonelia delicatula Nordmann, Тр. Азовско-Черноморск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 12, 1:25—68, 1940 2358

Макаров А. К. Питание ставриды (Trachurus trachurus L.) в 1936 г. в Черном море у г. Одессы, Зоол. журн., XVIII, 6:1021—1026, 1939 . 2359

Макушок М. Мурманская сельдь Рыбн. хоз-во, 7:14—18, 1937 . . . 2360

Макушок М. Мурманская сельдь, Биологические особенности сельдяных ресурсов Баренцова моря, Рыбн. хоз-во, 8:13—18, 1937 . . . 2361

Малятовский С. М. В какие часы происходит икрометание у черноморского анчоуса? (на укр. яз. с русск. резюме), Тр. Карадагск. биол. станции, 6;135—140, 1940 2362

Маневич Э. Д. Влияние высокой температуры на определение пола у Lebistes reticulatus, Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, Каф. зоологии, XXII, 1:57—89, 1940 2363

Марголин Г. М. Влияние низких температур на переваривающую силу пищеварительных ферментов зеркального карпа, Тр. Воронежск. отд-ния Всер. н.-и. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, III, 2:3—7, 1940 2364

Маркевич А. П. Хвораби прісноводніх риб, АН УРСР, Київ—Львов, 167, стр. 1940 2365

Мартехов П. Ф. К методике практического «анабиоза» у рыб, Тр. Новосиб. зоосада, 1:51—53, 1937 2366

Марш В. Ю. Акклиматизация кефали в Каспийском море, Природа, 1:88—90, 1940 2367

Марти В. О видовом составе кефали в Каспийском море, Рыбн. хоз-во, 1:31, 1940 2368

Марти В. Сезонное распределение камбалы в Черном море, у бере-

гов Грузии, Природа, 4:87—88, 1940 2369
Марти В. Ю. Систематика и биология русского осетра Кавказского побережья Черного моря, Зоол. журн., 6:865—872, 1940 . . . 2370
Марти Ю. Ю. Ареал распространения мурманской сельди, Биол. и пром. мурманск. сельди (ПИНРО), 22—24, 1939 2371
Марти Ю. Ю. Концентрации сельди в верхних горизонтах воды, Биол. и пром. мурманск. сельди (ПИНРО), 54—70, 1939 2372
Марти Ю. Ю. Миграции мурманской сельди и схема ее жизненного цикла, Биол. и пром. мурманск. сельди (ПИНРО) 29—38, 1939 2373
Марти Ю. Ю Общая характеристика отдельных районов дрифтерного лова сельди в Баренцовом море, Биол. и пром. мурм. сельди (ПИНРО), 70—72, 1939 . . 2374
Мартинсон Ю. Влияние течений на поведение рыбы, Рыбн. хоз-во, 12:23—25, 1940 2375
Масленникова Л. И. и Тиронов М. Д. Верх-Юсьвинский пруд как водоем для однолетнего нагула карпа, Рыбн. хоз-во Урала, 1:94—97, 1940 2376
Масленникова Л. И. и Тиронов М. Д. Нижне-Исетский пруд и схема мероприятий по его использованию для выращивания карпа, Рыбн. хоз-во, Урала 1:63—72 1940 2377
Масловский А. Д. Материалы к изучению карася озера р. Донец, Тр. Донецк. гідробіол. станції, I:145—164, 1940 2378
Матвеев Б. С. К вопросу онтогенеза костного черепа осетровых рыб Chondrostei, ДАН СССР, XXVII, 6:631—641, 1940 2379
Матвеев Б. С. О происхождении костных чешуй рыб. Развитие ганоид. чешуй Polypteri, ДАН СССР, XXIX, 8—9:651—653, 1940 . 2380
Матвеев Б. С. О расхождении признаков в онтогенезе костистых рыб, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, АН СССР, II, 1:69—126, 1940 2381
Махмудбеков А. К вопросу об определении возраста каспийского пузанка Caspialosa caspia (Eichwald), Изв. Азерб. н.-и. рыбохоз. станции, 3:27—43, 1939 . 2382
Махмудбеков А. К вопросу о расовом составе касп. пузанка в уловах зап. побережья Средн. Каспия, Изв. Азерб. н.-и. рыбохоз. станции, 3:3—26, 1939 2383
Махмудбеков А. К систематике каспийской шемаи, изв. Азерб. н.-и. рыболовн. станции, 5:3—26, 1940 2384
Мейен В. А. Годовой цикл изменений яичников воблы Сев. Каспия, Тр. Всес. н.-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI:99—114, 1940 2385
Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб, Изв. АН СССР, Серия биол., 3:389—420, 1939 . . 2386
Мейен В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб, ДАН СССР, XXVIII, 7:654—656, 1940 2387
Мейен В. А. Разведение рыбы на рисовых полях, Пищепромиздат, Л., 96 стр., 1940 2388
Меньшиков Н, И. О влиянии сточных вод Березниковского и Соликамского комбинатов на ихтиофауну р. Камы, Тр. Биол. н.-и. ин-та при Перм. гос. ун-те, VIII, 3—4:49—72, 1939 2389
Места нереста лосося и форели в бассейне Ладожского озера, Рыбн. хоз-во, 12:20—21, 1940 2390
Месяцев И. И. Строение косяков стадных рыб, Изв. АН СССР, 3:746—770, 1937 2391
Микулич Л. В. Материалы к познанию биологии карася — Carassius auratus gibelio Bloch и коня — Hemibarbus labeo (Pallas) infraspecies maculatus Bleeker озера Ханка, Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин.-та, 4:73—112, 1939 2392
Михайлова З. М. и Калашников Г. Н. Содержание холестерина в крови осетровых рыб, Учен. зап. МГУ, 33:152—156, 1939 2393
Михин В. С. Ледовитоморская рогатка Myoxocephalus quadricornis labradoricus (Girard) из Обской губы, Тр. н.-и. ин.-та полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, Серия «Промыслов. хоз-во», 10:95—102, 1940 2394
Мовчан В. Стерлядь і перспективи її поширення у водоймах України, Бюлл. Наук.-досл. ін-ту ставового і озерно-річкового риб. госп-ва, 4:37—49, 1940 2395
Мовчан В. Штучне запліднення риб., Київ Соц. тваринництво, 4:62—64, 1939 2396
Модестов В. М. Рыбы Москва-реки и перспективы их промыслового использования, Сб. научн. студ. работ МГУ, 6:85—102, 1939 . 2397
Моисеев П. Камчатская камбала и ее использование, Рыбн. хоз-во, 3:8—9, 1940 2398
Моисеев П. Новые данные о треске Западной Камчатки, рыбн. хоз-во, 3:27—29, 1940 2399
Монастырский Г. Н. Запасы воблы Сев. Каспия и методы их оценки, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI: 115—170, 1940 2400
Монастырский Г. Н. Нерестовый ход в реки, размножение и скат воблы, Тр. Всес. н.-и. ин.-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI:25—48, 1940 2401
Морозова Т. Е. Изменение дыхания развивающихся эмбрионов и личинок азовского анчоуса

Engraulis encrasicholus moeoticus) под влиянием различной солености морской воды, Учен. зап. МГУ, 33:228—236, 1939 2402
Мосенцова Т. Распределение сельди по зонам весеннего развития микропланктона, Рыбн. хоз-во, 7:34—35, 1940 2403
Москвин Б. С. Некоторые данные о нерестовых миграциях и о разведении донской севрюги, Тр. Новоросс. биол. станции, 2, 1:117—128, 1937 2404
Москвин Б. С. Оригинальный случай обрастания рыбы водорослью, Природа, 3:79—80, 1940 . 2405
Насонова С. Н. О репаративной регенерации мезотелия миноги, Архив анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 1—2:128—134, 1940 2406
Натали В. Ф. Влияние лучей Рентгена на плодовитость и изменчивость Lebistes reticulatus, Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, Каф. зоол., XXIII, 1:5—29, 1940 2407
Натали В. Ф. Влияние лучей Рентгена на половую железу самцов Lebistes reticulatus, Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, Каф. зоол., XXIII, 1:30—44, 1940 2408
Натали В. Ф. Материалы к вопросу об определении пола Lebistes reticulatus, Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, Каф. зоол. XXII, 1:45—46, 1940 2409
Некрашевич Н. Г. К познанию муксуна (Coregonus muksun Pallas, 1776) реки Енисея, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск, гос, ун-та, VII:178—197, 1940 2410
Никитина В. Р. Список литературы по ихтиологии Черного и Азовского морей, Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, II:173—195, 1939 2411
Никифоров Н. Д. Влияние температур и механических воздействий на эмбриональное развитие рыб (диссерт.), ЛГУ, 64 стр., 1939 2412
Никольский Г. В. Инструкция по инвентаризации фауны рыб в заповедниках, Главн. упр. по заповедникам, Научн.-метод. зап., V:33—50, 1939 2413
Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, Моск. об-во испыт. природы, Отдел зоолог., 1:1—216, 1940 . . 2414
Никольский Г. В. и Евтюхов Н. А. Рыбы равнинного течения р. Или, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел биол., XLIX, 3—4:187—200, 1940 2415
Никольский Г. В. и Жуков К. П. Промысловая карта Аральского моря, Алма-Ата, 18 стр., 1940 2416
Никольский Г. В. и Тяпкин П. М. К систематике голого османа Diptychus Dybowskii Kessl. из бассейна Сыр-Дарьи, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, XLIX7 2:29—31, 1940 2417
Никсо-Никочио Н. В. Влияние гормонов различных желез на рост рыб, Тр. Моск. зоопарка, 1:178—184, 1940 2418
Новикова Т. В. Влияние pH среды на дыхание карпа и окуня, Учен. зап. МГУ, 33:46 -50, 1939 2419
Носаль П. Аналіз складу рибнаселення заплавних водойм району Середньодніпровського заповідника, Збірник праць Середньодніпр. держ. заповід., в. 1, 1937 2420
Носаль П. Д. К изучению размножения судака на среднем течении р. Днепра, АН УССР, Эколог. конфер., Киев 15—20.XI 1940 . . 2421
Носаль П. Рыбное население оз. Подборного, Тр. Гідроб. станции АН УРСР, 19:135—167, 1940 . . . 2422
Окул А. В. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря, Тр. Аз.-Черн. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 12, 2:98—148, 1940 2423
Олифан В. И. Суточная ритмичность дыхания личинок рыб, ДАН СССР, XXIX, 8—9: 627—630, 1940 2424
Олифан В. И. Экспериментальные физиологические наблюдения при выращивании молоди севрюги, Рыбн. хоз-во, 12: 29—32, 1940 . . 2425
Олифан В. И. Экспериментальные эколого-физиологические исследования над икрой и личинками рыб, Зоол. журн., XIX, 1 : 73—98, 1940 2426
Павлов В. А. Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных рыб и их экологическое значение, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва (ВНИОРХ), XXIII, 2 : 167—197, 1940 2427
Павлов В. А. Материалы по физиологии крови промысловых рыб, ВНИОРХ, XXI, 120—142, 1939 . . 2428
Павлов П. И. Состояние запасов хромул по наблюдениям в 1935 г., Тр. Севанск. гидробиол. станции АрмФАН, V, 1938 2429
Пегель В. А. Моторная функция пищеварительной системы рыб в условиях различной температуры среды, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VI: 51—77, 1939 2430
Пегель В. А. Некоторые данные о влиянии количества и качества пищи на пищеварение рыб, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VII: 211—218, 1940 2431
Перцева Т. А. Каспийский пузанок Caspialosa caspia Eichw. Сообщ. I, Нерест каспийских сельдей в Северном Каспии по распределению их икры и личинок, Тр. Всес. н.-и, ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV : 109—148, 1940 2432

Перцева Т. А. Новый метод установления мест нереста каспийских сельдей. Рыбн. хоз-во СССР, 7, 1938 2433
Петров В. В. Снеток псковско-чудского водоема, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва (ВНИОРХ), XXIII, 2:47—76, 1940 2434
Пожалуева Е. Распределение кильки в юго-восточной части Каспия, Рыбн. хоз-во, 1:26—27, 1940 2435
Пожитков А. Т. Окислительно-восстановительный потенциал крови рыб, Учен. зап. МГУ, 33:104—114, 1939 2436
Полутов И. Камчатская треска и ее промысел, Рыбн. хоз-во, 7—9, 1940 2437
Поляков Ю. Д. Суточный ритм поглощения кислорода мальками линя, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел биол., XLIX, 1:37—41, 1940 2438
Правдин И. Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей, Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 18:5—105, 1940 2439
Правдин И. Ф. О молоди ладожских сигов, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXIII, 2:145—150, 1940 2440
Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. Под ред. К. М. Дерюгина, ЛГУ, 246 стр., 1939 . . 2441
Правдин И. Рыбопромысловое значение водоемов бассейна реки Амура, Рыбн. хоз-во, 3:14—16, 1940 2442
Правдин И. Ф. и Якимович И. К. Омуль Coregonus autumnalis (Pallas) из Обской губы, Тр. Н.-и. ин-та полярн. земледел., животн. и промыслов. хоз-ва, Серия «Промысл. хоз-во», 10:49—70, 1940 2443
Привольнев Т. И. Влияние повышенного парциального давления кислорода на дыхание эмбрионов рыб, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXIII. 2:197—206, 1940 2444
Привольнев Т. И. Изменение окислительных процессов у эмбрионов рыб после воздействия пониженными температурами, Архив анат., гистол. и эмбриол., XXII, 1:119—122, 1939 2445
Привольнев Т. И. и Харченко Л. Н. Стойкость эмбрионов, развивающихся из перезрелой икры рыб, ДАН СССР, XXIX, 1:65—67, 1940 2446
Пробатов А. Н. Данные по систематике и биологии чира (Coregonus nasus Pall.) и сига (Coregonus lavaretus pidschian G.) реки Кары, Учен. зап, Пермск. гос. ун-та, II, 1:3—42, 1936 2447
Пробатов А. Н. Хариус реки Кары, Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, X, 9—10:393—402, 1936 2448
Пробатов С. Н. К изучению промысла кильки в Азербайджане, Изв. Азерб. н.-и. рыбохоз. станций, 4:3—44, 1939 2449
Пузанов И. И. Анчоус. Учен. зап. Горьк. гос. ун-та, V, 1936 . . 2450
Пузанов И. И. Материалы к познанию фауны и рыбного промысла озера Палеостом, Тр. Научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, III:273—310, 1940 2451
Пчелина З. М. Некоторые данные о личинках и мальках рыб Новороссийской бухты, Тр. Новоросс. биол. станции, 2, 1:27—34, 1937 . 2452
Пчелкина Н. В. Распределение сельди в связи с составом зоопланктона, Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 4:109—128, 1939 2453
Работы по биологии молоди рыб, Сборник статей, Тр. Всес. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., VIII:1—68, 1939 2454
Расс Т. С. Заметки о рыбах, собранных в заливах Мертвый Култук и Кайдак [Каспийское море], Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, XLVIII, 2—3:93—96, 1939 2455
Расс Т. С. Новый тип трала для ловли придонных планктических организмов, Зоол. журн., XIX, 3:510—513, 1940 2456
Расс Т. С. О размножении и жизненном цикле мурманской сельди (Clupea harengus harengus L.), Тр. Полярн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 6:93—164, 1939 2457
Расс Т. С. и Хандинова Н. А. Икра и мальки рыб, собранные в Каспийском море в октябре 1932 г., Сб., посвящ. проф. Н. М. Книповичу, Пищепромиздат, М.-Л., 1939 2458
Ревнивых А. И. Хариус в прудах Свердловской области, Тр. Уральск. отд-ния Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1:242—247, 1939 2459
Рейнгард Л. В. Опыт акклиматизации гамбузии в Днепропетровской области, Наук. зап. Дніпропетр. держ. ун-ту, IX:5—15, 1938 2460
Рейнгард Л. В. и Забудько-Рейнгард Т. Н. К вопросу о размножении гамбузии, Сб. работ биол. фак-та Днепропетр. гос. ун-та, III:33—39, 1940 2461
Рожанская В. С. Промысел сельди на Мурмане, Биол. и пром. мурм. сельди (ПИНРО), 83—93, 1939 2462
Романов Н. Литература по рыбному хозяйству, вышедшая в 1939 г., Рыбн. хоз-во, 12:44—46, 1939 2463
Румянцев А. и Голубев Ф. Характеристика хода сардины в

Приморье в 1939 г., Рыбн. хоз-во, 3:24—27, 1940 2464
Рыба в борьбе с малярией, Консультац. бюро ВНИОРХ, Информац. бюлл., Л., 4:24, 1939 2465
Рыбное хозяйство Карелии. Под ред. М. Н. Бессонова и И. Ф. Правдина, Всес. ин-т озерн. и речн. хоз-ва, Карельск. отд., V:1—162, 1939 2466
Рыба и рыбный промысел Северной части Ладожского озера (ВНИОРХ), ред. Г. В. Пицул и И. Ф. Правдин, Пищепромиздат, М.—Л., 40 стр., 1940 2467
Рыба северной части Обской губы и их промысел (сб. статей под ред. Е. К. Суворова), Тр. Н.-и. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. хоз-ва, Серия «Промысл. хоз-во», 10:1—136, 1940 . . 2468
Рык А. Ф. Осмотическое давление крови осетровых в период миграции, Учен. зап. МГУ, 33:157—169, 1939 2469
Сальдау М. П. О питании сигов Ладожского озера в связи с донными кормовыми ресурсами, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXIII, 2:119—144, 1940 2470
Самохвалова Т. В. Влияние витамина D на рост и размножаемость гамбузии, Тр. Всес. конфер. по витаминам 19—23 июня 1939 г., 78—80, 1940 2471
Сахно І. І. Матеріалы до вивчення риб р. Дінця, Наук. зап. Харк. держ. пед. ін-ту, IV:89—96, 1940 . 2472
Световидов А. Н. О географическом распространении тресковых и других семейств отряда Dadiformes, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел. биол., XLIX, 1:50—59, 1940 2473
Световидов А. Н. Рыбы заливов Каспийского моря; Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак, Тр. по комплексн. изуч. Касп. моря, I, 1. 1937 2474
Себенцов Б. М., Биск. Д. И. и Мейснер Е. В. Режим рыбы Иваньковского водохранилища в первые 2 года его существования, Тр. Воронежск. отд. Всеросс. н.-и. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, III, 2:9—114. 1940 2475
Сигов В. А. К материалам по экологии зимования карпов сеголетков, Тр. Воронежск. отд. Всеросс. н.-и. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, III, 1:109—175, 1940 2476
Сигов В. А. Опыты полуторной и двойной плотности посадки карпов-сеголетков в зимовальные пруды, Тр. Воронежск. отд. Всеросс. н.-и. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, III, 1:177—206, 1940 2477
Сканави-Григорьева М. С. К вопросу о химическом элементарном составе рыб, Тр. Биогеохим. лаборатории АН СССР, 63—80, 79—80, 1939 2478
Сластененко Е. П. Каталог рыб Черного и Азовского морей, Тр. Новоросс. биол. станции, II, 1938 2479
Соколов Н. П. Гамбузия и ее роль в борьбе с малярией, Узб. н.-и. мед. ин-т, Ташкент, 184, 1939 . . 2480
Соколов Н. П. и Аршанская Э. Д. Об акклиматизации ларвицидной рыбки Lebistes reticulatus в Узбекистане, Тр. Узб. ин-та эксп. мед., V: 154—164, 1940 2481
Соколов Н. П. и Аршанская Э. Д. О совместном разведении зеркального карпа с гамбузиями на рисовых полях, Тр. Узб. ин-та эксп. мед., V:136—153, 1940 2482
Сомова С. Г. Развитие сельди черноспинки Caspialosa Kessleri Gr. Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV:149—170, 1940 2483
Строганов Н. С. Действие пониженной температуры на развитие оплодотворенной икры волжской сельди (Caspialosa volgensis), Учен. зап. МГУ, 33:170—184, 1939 . . . 2484
Строганов Н. С. Действие разной солености на развитие оплодотворенной икры пузанка (Caspialosa caspia typica) и некоторые наблюдения над нерестом пузанка в Кардунских ильменях, Учен. зап. МГУ, 33:201—212, 1939 2485
Строганов Н. С. Действие солей тяжелых металлов на развитие икры волжской сельди (Caspialosa volgensis), Учен. зап. МГУ, 33:213—219, 1939 2486
Строганов Н. С. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у окуней (Perca fluviatilis), Физиол. журн., XXVI, 1:69—82, 1939 2487
Строганов Н. С. К акклиматизации гамбузии в северных широтах. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у гамбузий, Учен. зап. МГУ, Гидробиология, 33:30—45, 1939 2488
Строганов Н. С. Периодическая проницаемость икринок волжской сельди (Caspialosa volgensis) для воды при нормальных условиях, Сообщ. II. Проницаемость яйцеклеток для воды. Учен. зап. МГУ, 33:220—227, 1939 2489
Строганов Н. С. Периодическое изменение объема у икринок окуня (Perca fluviatilis L.) при нормальных условиях. Сообщ. I. Проницаемость клеток для воды, Биол. журн., VII, 3:515—526, 1938 2490
Строганов Н. С. Резистентность икры волжской сельди (Caspialosa volgensis) к некоторым факторам внешней среды. При участии Р. И. Мухиной, Учен. зап. МГУ, 33:185—200, 1939 г. 2491
Строганов Н. С. Физиологическая адаптация и газообмен у рыб, ДАН СССР, XXVIII, 8:744—747, 1940 2492

Суворов Е. К. Как рыбы дышат, Природа, 11:35—43, 1940 2493
Суворов Е. К. Основы общей ихтиологии, ЛГУ, 1—434, 1940 . . 2494
Сушкина А. П. Питание каспийского пузанка, Тр. ВНИРО, XIV, 235—236. 1940 2495
Сушкина А. П. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV: 171—210, 1940 2496
Сыроватская Н. О прилове молоди в тюлечных стационарных и распорных неводах в Азовском море, Рыбн. хоз-во, 7:34—39, 1936 2497
Сыроватский И. Я. Забота о потомстве судака, Природа, 7:132, 1936 2498
Сыроватский И. Я. Материалы по экологии размножения леща и судака на Дону, Работы Доно-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, 6:49—83, 1940 2499
Сыроватский И. Я. Речной период жизни донской сельди Caspialosa pontica [Eichwald], Работы Доно-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, 6:3—34, 1940 2500
Таблицы для определения семейств и родов пресноводных и морских рыб Европейской части СССР, ЛГУ, 1936 2501
Танасийчук В. Количественный учет молоди в Северном Каспии, Рыбн. хоз-во, 11:22—24, 1940 . . . 2502
Танасийчук В. С. Молодь воблы, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI:49—74, 1940 2503
Танасийчук Н. П. Новая форма каспийских проходных сельдей (Caspialosa volgensis bergi) ДАН СССР, XXVI 1:103—105, 1940 . . . 2504
Таран М. К. До питания про зимову придуху риби у верхньому басейні Дніпра, Тр. Н.-д. ін-ту риб. гос. укр.. 2, 1936 2505
Таранец А. Я. Исследование нерестилищ кеты и горбуши в р. Иски, Рыбн. хоз-во, 12:14—18, 1939 . . . 2506
Таранец А. Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод, Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., II:200, 1937 2507
Татарко К. Допитаня про аномалії в будові зябрового віка у молоді дзеркального коропа, Праці наук.-досл. ін-ту біології Київ. держ. ун-ту, II:101—118, 1939 2508
Татарко К. Челюстная и гиоидная дуги и жаберная крышка у Polypterini, Lepidosteoidei и Amioidei, АН УРСР, Збор. праць з морфолог. тварин, 5:17—71, 1939 2509
Терентьев В. Роль хищной и сорной рыбы в Волго-Каспийском районе, Рыбн. хоз-во, 12:18—20, 1939 2510
Терещенко З. Биология и промысел кефали у Туркменского побережья Каспия, Рыбн. хоз-во, 2:28—30, 1940 2511
Титенков И. С. Биология и промысел ильменского синца, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва (ВНИОРХ), XXIII, 2:151—166, 1940 2512
Тихий М. И. Пропуск рыб через турбины Волховской и Свирской гидроустановок. Сообщ. II. Сохранение запасов волховского сига, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXI:193—236, 1939 2513
Тихонов В. Н. Концентрация сельди в придонных горизонтах воды, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 72—78, 1939 . . 2514
Тихонов В. Мурманская сельдь. Образ жизни и пути развития промысла, Рыбн. хоз-во, 7:25—30, 1940 2515
Тихонов В. Н. Сельди Баренцова моря, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 20—22, 1939 2516
Тихонов В. Н. Размножение сельди, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 24—29, 1939 2517
Тонких И. К экологии нереста донской сельди (Caspialosa pontica) и к вопросу ее искусственного разведения, Раб. Доно-Кубанск. научн. рыбохоз. станции, 5, 1937 . . 2518
Тонких И. В. и Коновалов П. М. О влиянии высоких и низких температур на развитие икры судака и леща. Раб. Доно-Кубанск. научн. рыбохоз. станции 6:35—48 2519
Третьяков Д. К. Кореляційні співвідногиення між носовою дуплиною й оком у кефалі лобана, Тр. Одесск. держ. ун-ту, Биология, 3 1:167—180, 1938 2520
Третьяков Д. К. Носовая полость и ее отверстия у голоцентра, ДАН СССР, XXII, 4:201—204, 1939 . . . 2521
Трифонова А. Н. К физиологии диференцировки и роста. II. Пастер-мейергофовское равновесие при развитии рыб, Биол. журн., VI, 2:243—282, 1937 2522
Трифонова А. Н. и Коновалов П. М. Влияние повышенного парциального давления кислорода на развитие и дыхание икры окуня и ерша, Учен. зап. ЛГУ, 15, 1937 2523
Трифонова А. Н. и Попов Н. А. Развитие и дыхание икры рыб при различном парциальном давлении кислорода. Развитие икры лосося и окуня при пониженном парциальном давлении кислорода, Учен зап. ЛГУ. III, 5, 1937 2524
Троицкий С. К. О Рыбах в бассейне реки Кубани, Природа, 10:71—72, 1939 2525
Троицкий С. К. Рыбы, Природа Рост. обл., Ростов н/Д, 225—248, 1940 2526
Фортунатова К. Р. Питание

Scorpaena porcus L., К методике количеств. изуч. динамики питания хищн. морск. рыб, ДАН СССР, XXIX, 3:244—248, 1940 2527

Халдинова Н. А. Материалы к развитию волжской сельди Caspialosa volgensis Meissn.. Морфол. очерк, Зоол. журн., XIX, 5:805—818, 1940 2528

Холмгрен Н. О судьбе предчелюстного сомита у акул и скатов, АН СССР, Сб. памяти академика А. Н. Северцова, 1:139—156, 1939 2529

Цветкова Е. А. и Молчанов А. В. Из опыта разведения золотой рыбки в Московском зоопарке, Тр. Моск. зоопарка. 1:174—177, 1940 2530

Циклические изменения времени хода горбуши юго-восточной Аляски, подпись: Г. К., Рыбн. хоз-во, 3:31—32, 1940 2531

Цитович Ю. До вивчення іхтіофауни р. Інгульця, Студ. наук. праці, Зб. Биология та геологія, Київ, держ. ун-т, 4:87—103, 1939 . 2532

Чаянова Л. А. Питание каспийского пузанка Caspialosa Caspia (Eichw.), Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV: 211—237, 1940 2533

Черфас Б. Влияние на рыбу загрязняющих веществ сточных вод, Рыбн. хоз-во, 11:48, 1939 . . 2534

Черфас Б. Выживаемость молоди сазана в различных экологических условиях, Рыбн. хоз-во, 8:35—38, 1940. 2535

Черфас Б. И. Рыбоводство в естественных водоемах, Пищепромиздат, 394 стр., 1940 2536

Чугунова Н. И. К методике изучения возраста воблы по чешуе, Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XI:75—98, 1940 2537

Чугунова Н. И. Методика изучения возраста большеглазого пузанка. Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., XIV, 21—46, 1940 2538

Чугунова Н. Рост осетровых Азовского моря, Рыбн, хоз-во, 5:25—26, 1940 2539

Чугунова Н. Современная методика определения возраста и роста осетровых, Рыбн. хоз-во, 10:31—32, 1940 2540

Шайкин Л. А. Гамбузия и овсянка в борьбе с личинками Anopheles, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, IX, 5:511—514, 1940 . . . 2541/2

Шапошникова Г. Х. Питание омуля Coregonus autumnalis (Pallas) из Обской губы, Тр. Н.-и. ин-та полярн. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, Серия «Промысл. хоз-во», 10:71—85, 1940 2543

Шевченя Т. Н. Сводка по питанию плотвы и окуня в озерах Ленинградской области и прилегающих к ней районов, Изв. Вес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва (ВНИОРХ) XXIII, 97—116, 1940 2544

Шерешевская Е. Г. О строении эпителия в глоточно-жаберной области у костистых рыб, ДАН СССР, XXIX, 2:165—168, 1940 . . . 2545

Шмидт П. Ю. Возвращается ли лосось в свою реку. Природа, 6:110—114, 1940 2546

Шмидт П. Ю. О тихоокеанских родах Paracottus Gill. Crossias Jordan et Stark (Pisces, Cottidae), Изв. АН СССР, 3:377—387, 1940 . 2547

Шмидтов А. И. Стерлядь (Acipenser ruthenus L.) Мат-лы по биологии и промыслу стерляди низовьев реки Камы, Учен. зап. Казанск, гос. ун-та, 99, 4—5:3—280. 1940 2548

Юбилейная научная сессия Донецкой гидробиологической станции им. В. М. Арнольди в связи с 25-летним юбилеем станции (программа), Харьк. гос. ун-т. XXV:4, 1940 2549

Юданов И. Г. Возраст и возрастной состав мурманской сельди, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 49—53, 1939 . . 2550

Юданов И. Г. Рост сельди, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 45—47, 1937 . . 2551

Юданова О. Н. Жирность сельди, Биология и промысел мурманской сельди (ПИНРО), 48—49, 1939 2552

Юшков Н. Г. К биологии молоди сельца, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VII, 198—210, 1940 . . 2553

Яндовская Н. И. Воздействие плотины на промысел и экологию волховского сига. Сообщ. I. Сохранение запасов волховского сига, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXI:193—236, 1939 2554

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Г. П. Дементьев и В. Ф. Ларионов. Исследования по окраске позвоночных животных. I. О возникновении географических вариаций окраски 189

В. В. Васнецов. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб 198

М. С. Гиляров. О функциональном значении симметрии организмов 213

О. А. Чернова. Биологические особенности нимф поденок, являющихся пищей стерляди в бассейне Северной Двины 216

А. С. Константинов. Личинки сем. Chironomidae равнинного течения р. Сыр-Дарья 221

И. Х. Максудов. Материалы к познанию биологического механизма регуляции плодовитости рыб 228

В. Д. Лебедев. К вопросу об изменении ихтиофауны реки Десны в период от последней межледниковой до современной эпохи . 240

И. Д. Стрельников. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий 250

Ю. М. Ралль. Очаговость чумы на грызунах в свете эколого-географических представлений (к теории очаговости чумы) 258

Н. М. Бергер. Акклиматизация пушных зверей в Западной Сибири . 267

Н. В. Некипелов. Некоторые закономерности распространения туляремии в СССР 275

Зоологическая литература СССР . . 280

CONTENTS

Page

G. Dementiev et W. Larionov. Études sur la coloration des animaux. I. De l'origine évolutive et morphogénétique. Les variations géographiques de coloration chez les mammifères et les oiseaux 196

V. Vasnetzov. Origin of spawning migration of migratory fish 212

M. Ghilarov. On the functional significance of the symmetry of organisms 215

O. Tshernova. The biological peculiarities of the nymphs of Ephemeroptera on which Sterlets of the Dvina feed 220

A. Konstantinov. Chironomidae larvae from the plain portion of the Syr-Daria river 227

I. Maxudov. Contribution to the knowledge of the biological mechanism of fecundity regulation in fish . . . 238

V. Lebedev. On the problem of the variation which took place in the ichthyofauna within the period since the last interglacial to the recent epoch 249

I. Strelnikov. Importance of solar radiation in the ecology of high mountain reptiles 257

Yu. Rall. Focalities of the plague of rodents from the view-point of ecology and geography 266

N. Berger. Acclimatization of fur-animals in West Sibiria 274

N. Nekipelov. On certain regularities in distribution of tularemia in the USSR 279

The zoological literature of the USSR 280

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 2.XI 1944 г. А12155 Печ. л. $6^1/_2$. Учетно-изд. л. $9^3/_4$.
Тираж 2000. Цена 8 руб. Заказ № 1050.

18-я типография треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях,** в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3 Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. **Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна.** Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.—6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; $м^2$; $см^3$; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅙ текста всей статьи и по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: **Москва, ул. Герцена, д. № 6,** Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.